

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE VETERINARIA
DEPARTAMENTO DE SANIDAD ANIMAL



TESIS DOCTORAL

**Modelos biológicos aplicados a la sanidad
animal**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

Jaime Bosch López

DIRECTORES

María Jesús Muñoz Reoyo
Ana de la Torre Reoyo
José Manuel Sánchez Vizcaíno

Madrid, 2017

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE VETERINARIA

Departamento de Sanidad Animal



**MODELOS BIOLÓGICOS APLICADOS
A LA SANIDAD ANIMAL**

Jaime Bosch López

**TESIS DOCTORAL
2016**

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE VETERINARIA
Departamento de Sanidad Animal



MODELOS BIOLÓGICOS APLICADOS A LA SANIDAD ANIMAL

Memoria de Tesis doctoral
Madrid, 2016

Jaime Bosch López

Esta tesis doctoral se ha desarrollado en el grupo de
Epidemiología y Sanidad Ambiental del INIA-CISA

Dirigida por la Dra. María Jesús Muñoz Reoyo y
Dra. Ana de la Torre Reoyo
Tutor UCM: Prof. José Manuel Sánchez-Vizcaíno



Las doctoras **María Jesús Muñoz Reoyo** , investigador científico y **Ana de la Torre Reoyo**, investigador titular en el Centro de Investigación en Sanidad Animal (INIA-CISA) CERTIFICAN:

Que la tesis presentada por Jaime Bosch López titulada "Modelos biológicos aplicados a la Sanidad Animal", ha sido realizada bajo nuestra dirección y, consideramos que reúne los requisitos necesarios para su presentación y defensa.

En Madrid, a 29 de agosto de 2016.

Fdo: Dra. María Jesús Muñoz Reoyo

Fdo: Dra. Ana de la Torre Reoyo

AGRADECIMIENTOS

Sería imposible empezar esta página sin hacer especial mención y expresar mi agradecimiento y gratitud a la promotora e inspiradora de esta Tesis; mi mentora no sólo en este apasionante mundo de la investigación sino también en el de la vida misma. "Gracias *María Jesús* por la oportunidad que me has brindado y por poder ser parte de tu grupo". Debo agradecer como me has guiado a través de las complejidades del mundo de la investigación durante el trabajo que hemos desarrollado en equipo estos años. Tus consejos, tu empatía, tu filosofía, tu originalidad, tu apoyo y dedicación, tu confianza, tu amistad y especialmente tu infinita paciencia merecen otro agradecimiento mayúsculo; aunque no tengo palabras suficientes que expresen todo lo vivido y aprendido juntos. Por los buenos y malos momentos pasados y por todos los que aún nos quedan por vivir. Gracias por convertir mi pasión en mi trabajo y por transmitirme y contagiarme esa ilusión que le pones a todas las cosas que haces; pero siempre "desde un punto de vista biológico".

Esta Tesis es el fruto del trabajo que he desarrollado en el grupo multidisciplinar de Epidemiología y Sanidad Ambiental (EySA) del INIA-CISA. El desarrollo de esta Tesis ha sido posible gracias al Convenio INIA-MARM, a Tragsa, a VISAVET, a los proyectos de Investigación AEG 11-053, EG13-020 y GA311931Coop-ASFORCE.

A *Ana*, por enseñarme la organización en el trabajo, la estructura y la planificación. Por tu siempre disposición a ayudar, a elucubrar y traducir biológicamente sobre todo lo que apareciera en nuestro escenario. Gracias por el gran esfuerzo que me has dedicado en la etapa final de la tesis y por transmitirme tu buen hacer. Por tus consejos, por tu dedicación y entrenamiento, por tu paciencia y apoyo; por todo ello te estaré siempre muy agradecido.

A *José Manuel*, por su enseñanza integral de la vida misma y de la profesional, del que he aprendido muchas cosas pero sobre todo el valor del trabajo y del esfuerzo, la importancia del trato en las relaciones laborales para conseguir llevar las colaboraciones a buen puerto, trabajando a gusto y con optimismo. Por enseñarme y ayudarme a construir una sólida hoja de ruta y de la importancia de ir siempre de lo simple a lo complicado, por tus símiles y metáforas clarificadoras, y sobre todo por tu siempre buen humor. Por recibirme ante mis constantes dudas y atenderme siempre y ofrecerme un rato de tu tiempo y de tu asombrosa y particular visión horizontal de las cosas para orientarme y aconsejarme. Por simplificar y hacer entendible aquello que es complicado, ofreciendo siempre una solución o alternativa y, por los aperis que tanto he disfrutado en tu compañía. Gracias por compartir tu conocimiento, experiencia y filosofía de vida de las que tanto he aprendido y me he enriquecido desde el primer día que te conocí. Por todo ello, te guardo un inmenso cariño.

A todos los internos y externos que han posibilitado con su ayuda el desarrollo de esta Tesis:

A *Marta*, mi primera compañera de trabajo a la cual guardo un gran afecto. Gracias por iniciarme en el apasionante mundo de la epidemiología y de la Sanidad Animal y por compartir tanto tu conocimiento como tu su sonrisa diaria.

A *Irene*, por su disponibilidad y cercanía, dando siempre facilidades, evitando atascos y contestando siempre sí, por supuesto.

A *Fernando*, el veterinario más biólogo que conozco, que siempre aprende de todos y ofrece visiones particulares y creativas de cualquier tema que se le plantee.

A *Irene A*, por ser mi segunda compañera de trabajo con la que he compartido y me ha ayudado día a día en el desarrollo de todos los estudios realizados superando los obstáculos y poniendo a punto las bases de datos y las cartografías tan útiles en nuestros abordajes.

A *Matilde*, por su ánimo en los momentos bajos en los que no me permitió nunca hundirme, sino apoyarme y recordarme todas las cosas buenas que hacía.

A *Miguel*, por su compañía diaria, sus conversaciones creativas, refrescantes y siempre analíticas que, siempre desde un punto de vista químico, daban un soplo de aire fresco.

A *Elena y Vero*, por su simpatía y ayuda siempre que lo he necesitado, y por esos muestreos en los que pude participar y echo tanto de menos.

A todos los estudiantes de estancias de la UCM y de la UAM que dejaron su huella, en especial a *Tomás y Antonio*, esperando que haya sido bidireccional.

A *Marisa*, por ser una luchadora incansable por ayudarnos, consiguiendo financiación de debajo de las piedras, por su apoyo y por su talante siempre positivo que empuja a trabajar continuamente con una sonrisa.

A *Jaime R*, por su asesoramiento especial en relación a la fauna silvestre y su visión particular de la botánica, que tanto nos ha ayudado en el desarrollo de nuestros trabajos.

A *Blas*, por los cursos de SDM que impartes en el Real Jardín botánico de Madrid, donde pude conocerte, y al asesoramiento y a la ayuda prestada de forma altruista, tanto en las múltiples dudas como en la generación de variables ambientales.

Al grupo SUAT, en especial a Lina, Eduardo, Víctor, Cristina, Raquel, Belén y Rocío, por su estimable ayuda, siempre dispuestos a compartir, contribuir y a echar unas risas en cualquier momento. Al equipo VISAVET, por facilitarme la ardua labor de presentar esta Tesis.

A mi *familia*, a los que se fueron (a mis abuelos y a mi padre) y a los que están, en especial:

A mi *madre*, por su dedicación y esfuerzo, su optimismo frente a las adversidades, por su paciencia, sus ánimos y su generosidad y bondad invariable que le caracteriza. La que da todo sin pedir nada a cambio y la que siempre luchó por mantener una estabilidad. Gracias por habernos inculcado valores que hoy día están tan en desuso. Y sobre todo, ¡gracias por tu amor incondicional!

A mis hermanos: *Jose*, por ser un compañero de aventuras y desventuras, por tu fortaleza, tu mejora continua en todo lo que te propones y por estar ahí siempre que te he necesitado. *María*, mi primera hermanita con la que he vivido momentos muy alegres y otros tantos difíciles, en los que siempre he intentado además de hermano, ser padre y amigo, y en las que en muchas ocasiones me ha dejado impresionado por la capacidad de expresar sus sentimientos en sus escritos llegando hasta lo más profundo. Por último, pero no menos importante, *Mamen*, que ha luchado como una campeona por vivir desde el mismo día en que nació y aunque es la más pequeña, he aprendido mucho de ella a lo largo de la vida; para mí es un signo de coraje, superación y valentía.

A *Julio*, por ser uno más de la familia y cuidar de todos nosotros. Por las interesantes y apasionadas conversaciones de historia que a menudo tenemos cuando disfrutamos del café.

A *Gonzalo (GC)*, mi amigo y hermano, por la gran amistad que nos une y por todos los momentos que hemos compartido juntos. Por aportarme siempre el punto de humor e ingenio en todos los momentos vividos y hacer de esto un dogma que ha marcado mi estilo de vida.

**Gracias FAMILIA,
os quiero.**

A Mamen y Chusa,
*inconformistas infatigables
y luchadoras innatas.*

**"Construye tu teoría tan simple como
sea posible, pero no más simple."**

*"Mira profundamente en la naturaleza y
entonces comprenderás todo mejor."*

Albert Einstein (1879-1955)

**"Todos los modelos son esencialmente
incorrectos, pero algunos son útiles."**

George E.P. Box (1919)

ÍNDICE

Listado de publicaciones

Listado de figuras

Listado de abreviaturas

Aplicaciones informáticas

1) Resumen	1
2) Summary	5
3) Introducción	9
3.1) Importancia de las especies silvestres en la epidemiología de las enfermedades animales	13
3.2) La peste porcina africana	19
3.2.1) El virus	22
3.2.2) Hospedadores y vectores	23
3.2.3) Transmisión	25
3.2.4) Situación actual de la PPA, tipos de escenarios epidemiológicos y consecuencias socio-económicas	26
3.3) Herramientas y enfoques para el estudio de la distribución de las especies silvestres	37
4) Justificación y Objetivos	45
5) Publicaciones	49
Objetivo 1: Desarrollo y evaluación de modelos de distribución del jabalí a nivel nacional y su escalado a la Unión Europea y Eurasia	51
1.1. Desarrollo de un modelo analítico determinista de la distribución, abundancia y densidad del jabalí en la Península Ibérica	51
I - Distribution, abundance and density of the wild boar on the Iberian Peninsula, based on the CORINE program and hunting statistics	
1.2. Desarrollo de un modelo probabilístico o estocástico para predecir la distribución, la probabilidad de ocurrencia del jabalí en España y las variables ambientales predictivas más importantes	55
II - A maximum entropy model for predicting wild boar distribution in Spain.	

1.3. Escalado del modelo analítico determinista para la UE (distribución y hábitat idóneo del jabalí)	57
III - Assessing the risk of African Swine Fever introduction into the european union (EU) by wild boar.	
IV - Update on the Risk of Introduction of ASF by wild boar into disease-free European Union countries ASF introduction by wild boar into disease-free EU countries.	
1.4. Escalado del modelo analítico determinista en Eurasia (distribución y calidad del hábitat del jabalí)	59
V - A cartographic tool for managing African Swine Fever in Eurasia: mapping wild boar distribution based on the quality of available habitats.	
Objetivo 2: Aplicación de los modelos biológicos de hábitat idóneo y de calidad de hábitat del jabalí en la Sanidad Animal: el caso de la PPA	61
2.1. Evaluación del riesgo de introducción de la PPA en la UE por jabalí	61
III - Assessing the risk of African Swine Fever introduction into the European Union (EU) by wild boar.	
IV - Update on the Risk of Introduction of ASF by wild boar into disease-free European Union countries ASF introduction by wild boar into disease-free EU countries.	
2.2. Identificación de escenarios de riesgo de transmisión de la PPA	63
V - A cartographic tool for managing African Swine Fever in Eurasia: mapping wild boar distribution based on the quality of available habitats.	
Publicación I	65
Publicación II	93
Publicación III	111
Publicación IV	121
Publicación V	133
6) Discusión	149
6.1) Aplicación de los modelos biológicos de hábitat idóneo y de calidad de hábitat del jabalí en la Sanidad Animal: el caso de la PPA	151
6.2) Limitaciones, incertidumbres y futuras mejoras en el desarrollo y evaluación de modelos de distribución del jabalí	158
7) Conclusiones	163
9) Bibliografía	167

LISTADO DE PUBLICACIONES

Esta tesis se basa en el trabajo contenido en las siguientes publicaciones, referidas en el texto mediante número Romanos:

- I. **Bosch J**, Peris S, Fonseca C, Martínez M, De la Torre, A; Iglesias, I, Muñoz, MJ. (2012). Distribution, abundance and density of the wild boar on the Iberian peninsula, based on the CORINE program and hunting statistics. *Folia Zoologica* 61: 138-151
- II. **Bosch J**, Mardones F, Perez A, de la Torre A, and Muñoz MJ. (2014). A maximum entropy model for predicting wild boar distribution in Spain. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 12(4), 984-999
- III. De la Torre A, **Bosch J**, Iglesias I, Muñoz MJ, Mur L, Martínez-López B, Martínez M, Sánchez-Vizcaíno JM. (2015). Risk assessment of African Swine Fever introduction into the EU by wild boar. *Transboundary and Emerging Diseases*. 62(3), 272-279
- IV. **Bosch J**, Rodríguez A, Iglesias I, Muñoz MJ, Jurado C, Sánchez-Vizcaíno JM, de la Torre A. (2016). Update on the Risk of Introduction of ASF by wild boar into disease-free European Union countries. *Transboundary and emerging diseases*. DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/tbed.12527>
- V. **Bosch J**, Iglesias I, Muñoz MJ and de la Torre A. (2016). A Cartographic Tool for Managing African Swine Fever in Eurasia: Mapping Wild Boar Distribution Based on the Quality of Available Habitats. *Transboundary and Emerging Diseases*. doi: 10.1111/tbed.12559

LISTADO DE FIGURAS

Figura 1: Numero de eventos infecciosos emergentes y las causas del surgimiento de enfermedades definidas por Jones *et al.*, 2008

Figura 2: Relevancia de la ecología de las enfermedades. Comprensión de la relación entre los cambios ambientales, la dinámica de la población, la fauna y la dinámica de sus microbios.

Figura 3: Una de Salud: el solapamiento de diferentes sectores para resolver problemas de salud.

Figura 4: Mantenimiento y transmisión del virus de la peste porcina africana en las poblaciones de cerdos silvestres y domésticos así como en las garrapatas vectores.

Figura 5: Virus de la PPA.

Figura 6: Distribución de los genotipos I y II de PPA en el mundo hasta la actualidad.

Figura 7: Escenarios epidemiológicos de la PPA.

Figura 8: Territorios bajo la restricción de la Comisión Europea actualizado a 23 de agosto de 2016 (CD 2014/709/UE) y notificaciones de PPA en jabalíes y cerdos domésticos (hasta 1 septiembre 2016).

Figura 9: Notificaciones de PPA en cerdo doméstico y jabalí en el mundo desde 2005 hasta el 4 de octubre de 2016.

Figura 10: Notificaciones de PPA en cerdo doméstico y jabalí desde enero de 2007 hasta el 4 de octubre de 2016 en países del Este de la UE y el Este de Europa.

Figura 11: Visión general de los sucesivos pasos para construir un modelo de distribución de especies.

Figura 12: Evolución de los artículos publicados y las citas sobre los modelos de distribución de especies.

Tabla 1: Detección de la PPA por años y países. En cursiva y negrita, los países donde se detectó la enfermedad y posteriormente ha sido erradicada.

Tabla 2: Comparación de las principales técnicas para la generación de modelos de distribución de especies.

LISTADO DE ABREVIATURAS

ADN: Acido desoxirribonucleico

Bioclim: Bioclimatic variables (variables bioclimáticas)

CORINE: coordinación de Información sobre el Medio Ambiente (base de datos sobre la cobertura y uso del territorio en la Unión Europea)

CRU: Climatic Research Unit (Unidad de Investigación Climática)

GlobCover: base de datos sobre la cobertura global de la vegetación terrestre

OIE: Organización Mundial de Sanidad Animal

PPA: Peste porcina africana

QAH: calidad de los hábitats disponibles (en inglés QAH)

SIG: Sistema de Información Geográfica (en inglés GIS)

UE: Unión Europea

vPPA: virus de la Peste porcina africana

APLICACIONES INFORMÁTICAS

En la siguiente tabla se muestra un listado de las diferentes aplicaciones informáticas y su versión empleadas en el desarrollo de los modelos de distribución del jabalí.

SOFTWARE	VERSIÓN	INFORMACIÓN
ArcCatalog	10.2	SIG con licencia. Gestión de datos espaciales (http://www.esri.com/)
ArcInfo	10.2	SIG con licencia. Gestión de datos espaciales (http://www.esri.com/)
ArcMap	10.2	SIG con licencia. Gestión de datos espaciales (http://www.esri.com/)
ArcView	10.2	SIG con licencia. Gestión de datos espaciales (http://www.esri.com/)
Biomapper	3.2	Herramientas SIG y estadísticos diseñados para construir modelos de idoneidad de hábitat para especies
Diva-GIS	5.2 -7.1	SIG con licencia. Gestión de datos espaciales (http://www.esri.com/)
Geoda	1.8	SIG libre para editar datos cartográficos (http://geodacenter.github.io/index.html)
GEOLocate	3	Software para la traducción y transformación en coordenadas geográficas las descripciones de localidad de presencia recogidas en texto (http://www.museum.tulane.edu/geolocate/)
GlobalMapper	13.0	Aplicación SIG para la gestión de datos espaciales (www.globalmapper.com)
GRASS GIS	6.4.2	SIG libre. Gestión de datos geoespaciales y análisis, procesamiento de imágenes, gráficos y modelado espacial (https://grass.osgeo.org/)
gvSIG	1.11	SIG libre (http://www.gvsig.com/es)
MaxEnt	3.3.3	Modelizador libre (https://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent/)
Minitab	16.2.4	Programa de análisis estadístico (www.minitab.com)
openModeller	1.5.0	Modelizador libre, multiplataforma para desarrollar experimentos con modelos de nicho (http://openmodeller.sourceforge.net/)
PAST	3.0	Programa de análisis estadístico libre (http://folk.uio.no/ohammer/past)
QGIS	2.4.0	SIG libre. Gestión de datos espaciales (http://www.qgis.org/en/site/)
R	2.7.1	Entorno de programación libre (http://www.r-project.org/)
SimTest	10.1	Programa para analizar la exactitud de las probabilidades de distribución de los hábitats simulados (http://www.wsl.ch/staff/niklaus.zimmermann/programs/fort10_1.html)
SPSS	15.0	Programa de análisis estadístico (http://www.spss.com/es)
STATA	11	Programa de análisis estadístico (http://www.stata.com/)
VENSIM	5.1	Herramienta gráfica de creación de modelos de simulación de dinámica de sistemas (vensim.com)
WinBUGS	1.4.3	Software para el análisis bayesiano de modelos estadísticos complejos (http://www.mrc-bsu.cam.ac.uk/software/bugs/)
@risk	5.5	Programa de complemento para el análisis y simulación de riesgos en Microsoft Excel (http://www.palisade.com)

1) Resumen

La línea argumental de esta tesis se va a centrar en la investigación y desarrollo de modelos biológicos del jabalí (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758), un mamífero terrestre ampliamente distribuido de gran relevancia sanitaria, que puede actuar como potencial hospedador y reservorio de muchas enfermedades porcinas, como la Peste porcina clásica, Enfermedad de Aujeszky, Fiebre Aftosa, tuberculosis o Brucelosis. Sin embargo, estos modelos se van focalizar en la Peste porcina africana (PPA), enfermedad de declaración obligatoria de la lista de la Organización Mundial de Sanidad Animal (OIE), de las más complejas y de mayor importancia sanitario-económica de entre todas las que pueden afectar a la industria porcina mundial. Desde la introducción del virus de la PPA (vPPA) en Georgia en 2007, su rápida difusión en el Este de Europa, el escaso éxito en su control y el resurgimiento en 2014 en países de la Unión Europea (UE), ha elevado el nivel de alerta sanitaria global frente al virus. El jabalí parece haber desempeñado un papel activo en la epidemia de la PPA en el Este Europa, al estar involucrado en el mantenimiento de la enfermedad en las zonas endémicas (Armenia, Azerbaiyán, Georgia, Federación de Rusia, Bielorrusia y Ucrania) y en la introducción y difusión local dentro de los países de la UE (Letonia, Lituania, Estonia y Polonia). Por tanto, los países de la UE se enfrentan a un escenario epidemiológico que anteriormente no se había evidenciado, el cual plantea nuevos desafíos para controlar la expansión de la PPA; enfermedad hasta el momento relativamente olvidada. Tres vías de entrada se asocian principalmente al riesgo de introducción del vPPA en países libres, siendo la más complicada de controlar la vinculada al movimiento natural del jabalí; un viajero que apenas conoce barreras ni fronteras políticas. Por tanto, para el diseño de los distintos programas sanitarios que tienen por objeto la prevención, vigilancia y control de la PPA, es esencial conocer la distribución del jabalí a gran escala; vacío importante de información hasta la fecha en la que se inicia esta tesis. Para anticipar la distribución de la enfermedad a gran escala, la epidemiología veterinaria debe avanzar a través de la exploración de las herramientas de la ecología geográfica y nuevas fuentes de datos, empleando un enfoque biológico. Actualmente, la evolución de los sistemas de Información Geográfica, los avances tecnológicos de las plataformas de teledetección, que permiten capturar información del medio ambiente (clima, topografía, cubierta vegetal, etc) y el desarrollo de técnicas estadísticas aplicadas, ofrecen una buena base para estimar la distribución de esta especie. En el trabajo que presento trato de utilizar y extender las posibilidades de los modelos de distribución de especies para ofrecer respuestas a problemas planteados en la epidemiología veterinaria.

Esta tesis doctoral titulada "**Modelos biológicos aplicados a la Sanidad Animal**" tiene como objetivo desarrollar y proporcionar a una escala útil diferentes modelos y herramientas cartográficas sobre la distribución del jabalí que permitan mejorar tanto los sistemas de prevención y vigilancia basados en análisis de riesgos, como los programas de control de la PPA en Eurasia. Para el control de la PPA y la prevención eficaz, es fundamental la identificación de áreas potenciales de la aparición de la enfermedad para guiar la futura investigación, informar a las políticas de Sanidad Animal y el diseño de las intervenciones. Este abordaje se inició a nivel nacional, desarrollando y evaluando varios modelos en la Península Ibérica, para su posterior escalado a la UE y Eurasia. Los diferentes modelos, recogidos en el objetivo 1 de la presente tesis, han sido validados utilizando registros de presencia de la especie, recopilados

de numerosas fuentes, así como también las notificaciones de enfermedades porcinas, tanto de la OIE como de los servicios veterinarios de países afectados. El trabajo desarrollado para la tesis comprende 5 artículos científicos publicados en revistas internacionales, en los que se incluyen modelos que han servido de base tanto para evaluar el riesgo de introducción del vPPA en países libres de la UE a través del jabalí, como para la identificación de escenarios de riesgo de transmisión de la PPA en la interfaz cerdo-jabalí en Eurasia; estudios recogidos en el objetivo 2.

Para el **primer objetivo** se realizaron cuatro abordajes sobre la distribución del jabalí, en los que se desarrollaron varios modelos y herramientas cartográficas a diferentes escalas. **En primer lugar**, se realizó un modelo analítico determinístico en la Península Ibérica, basado en las bolsas de caza del jabalí (como indicador poblacional) y en los recursos vegetales (usos del suelo CORINE) que proporcionan alimento y/o refugio asociado a la presencia de la especie. Esto permitió estimar y mapear la distribución, los hábitats idóneos y la densidad del jabalí. La densidad media de jabalíes en España fue de 0.37 por km² (min 0.02 -max 2.2), 0.13/km² (min 0.00048 -max 1.9) en Portugal y de 0.31/km² para toda la Península Ibérica.

En segundo lugar, se desarrolló un modelo probabilístico o estocástico en España que permitió predecir la probabilidad de ocurrencia del jabalí y determinar las variables ambientales predictivas más importantes. Este modelo se elaboró a partir de datos reales de presencia de la especie y un conjunto de variables ambientales, seleccionadas en función de la ecología de la especie (como factor limitante, o como indicador a través de relaciones indirectas), de su variabilidad espacial y estacional en España y que no presentaran correlación entre sí. Seis variables explicativas para predecir la distribución de jabalíes en España fueron identificadas en base al porcentaje de contribución del modelo. Destacan especialmente las horas de sol, la estacionalidad de las precipitaciones, la isothermalidad, la temperatura mínima de mes más frío, la pendiente y la precipitación anual. El modelo de distribución de esta especie mostró una gran precisión y exactitud en la predicción, destacando las zonas con mayor probabilidad de ocurrencia del jabalí en España.

En tercer lugar, se escaló el modelo analítico determinista para la UE, estimando la distribución y la superficie del hábitat idóneo del jabalí, ponderado en tres categorías. Para evitar una sobre o infraestimación del resultado, el escalado se basó exclusivamente en la cobertura vegetal estandarizada de la especie, descartando tanto las bolsas de caza como índice poblacional (debido a la falta de datos mínimamente homogéneos o normalizados entre países) como el modelo probabilístico (debido al sesgo y la baja precisión de los registros de presencia del jabalí en la UE). Este modelo se utilizó en 2013 en la evaluación del riesgo de introducción de PPA en la UE a partir del movimiento natural de jabalíes. En 2015, se actualizó el riesgo de introducción de la enfermedad en países libres, mejorando el estimador de riesgo más importante: el hábitat idóneo del jabalí. La mejora consistió en incorporar las zonas agrarias, en concreto, los monocultivos situados a menos de 2 km de las áreas naturales de la especie; coberturas que se estaban detectando importantísimas para la identificación de los brotes de la enfermedad. Esta cobertura agraria ofrece a lo largo del año gran variedad de recursos temporales al jabalí, tanto para su forrajeo como para su refugio; siendo zonas donde se pueden establecer un mayor contacto directo o indirecto con el cerdo doméstico. Se consideraron seis categorías de hábitat idóneo, incluyendo las coberturas agrarias como

hábitats temporales para el jabalí. La validez de estas categorías se evaluó mediante la comparación de los hábitats idóneos con datos biológicos y con los 1.451 casos de PPA en jabalíes durante los años 2014 y 2015. La mayoría de las notificaciones se produjeron en la categoría de hábitat más adecuado para la especie. Sin embargo, un 15 % se produjeron en la categoría agraria, en los monocultivos a menos de 2 km de las áreas naturales, demostrando la importancia de esta cobertura no sólo para la ecología de la especie, sino también su importancia para la gestión sanitaria de la enfermedad. Ambas evaluaciones de riesgo se han recogido en el objetivo 2 de la presente tesis.

En la actualidad, la transmisión de la PPA se mantiene bajo diferentes escenarios epidemiológicos que implican tanto al cerdo doméstico como al jabalí, de manera que la interfaz ganadería-fauna silvestre debería considerarse un componente de riesgo fundamental. Por tanto, **en cuarto y último lugar**, para identificar la interfaz y ayudar a predecir la dinámica de la infección de la PPA, tanto en la UE como en los países del Este de Europa, se ha desarrollado un mapa de distribución estandarizado en Eurasia que cuantifica la calidad de los hábitats disponibles para el jabalí (en inglés QAH), basado en la cobertura vegetal mundial (GLOBCOVER). Para este desarrollo, se ha adaptado el modelo determinístico de la UE, empleando un nuevo enfoque basado en el conocimiento de experto para caracterizar la calidad del hábitat del jabalí en Eurasia. Esta adaptación se realizó debido a diversos problemas, los cuales no permitían la extrapolación a gran escala. Uno de ellos se debió a que los datos telemétricos de los usos del suelo (CORINE) utilizados en el anterior modelo sólo están disponibles para la UE y no existen para el área geográfica Euroasiática. Además, los datos sobre los usos del suelo no son directamente comparables con la cobertura global de la vegetación terrestre (GLOBCOVER), pues estos se basan en diferentes métodos de clasificación de la vegetación. Y por último, tanto la escasez de los registros de presencia del jabalí como la heterogeneidad de los datos poblacionales a lo largo del área de estudio, dificultó enormemente la caracterización del hábitat e imposibilitó el desarrollo de un modelo de distribución de especies. Por tanto, la QAH del jabalí se estimó a través de una opinión de expertos utilizando una escala de siete niveles, correlacionadas estrechamente con la presencia georreferenciada del jabalí: las densidades más altas de jabalí se localizaron en áreas de los dos niveles QAH más altos, mientras las densidades más bajas se localizaron en áreas con los niveles QAH más bajo. Los resultados y la validación confirmaron que el mapa QAH desarrollado a partir de la opinión de expertos clasifica la idoneidad del hábitat del jabalí en el área de estudio de forma robusta.

El segundo objetivo se centra en la aplicación de los modelos de idoneidad y calidad de hábitat del jabalí en dos estudios para la gestión sanitaria de la PPA. Para el **primer estudio**, se empleó una metodología semi-cuantitativa para evaluar el riesgo de introducción del vPPA en la UE a partir del movimiento de jabalíes en 2013. Los resultados del análisis, señalaron un mayor riesgo de entrada en Polonia y Finlandia, seguido de Lituania y Letonia. El factor que tuvo mayor peso en los resultados finales fue la presencia de hábitat idóneo para jabalí, seguido de las densidades de brotes de PPA en doméstico y silvestre. Finalmente, a pesar de los esfuerzos para prevenir la aparición y la difusión de la PPA en la UE, los países con mayor riesgo estimado fueron afectados. La aparición de la enfermedad en 2014 en Lituania, Polonia, Letonia y Estonia se asoció a múltiples entradas vinculadas a movimientos de jabalíes desde las

zonas endémicas, lo que aumentó aún más la probabilidad de difusión de la enfermedad a otros Estados de la Unión.

En 2015 se actualizó el riesgo relativo para nuevas introducciones de la PPA a través del jabalí en países de la UE utilizando el mismo método semi-cuantitativo sobre vigilancia veterinaria. La actualización incorpora los datos más recientes disponibles y una versión mejorada del estimador de riesgo más importante: una herramienta cartográfica optimizada de la distribución y el hábitat adecuado del jabalí. Los resultados destacan los valores de riesgo relativo más altos para Eslovaquia y Rumanía, seguido de Finlandia, República Checa y Alemania. El hábitat del jabalí sigue siendo el estimador de riesgo más importante, mientras que la densidad de la especie es menos significativa. Esto sugiere que para la difusión de la enfermedad, en la situación actual, es más relevante la calidad y continuidad del hábitat (presencia del jabalí) que la densidad de la especie.

En el **segundo estudio** aplicativo, el desarrollo de la herramienta cartográfica estandarizada de la calidad del hábitat disponible (QAH) para el jabalí en Eurasia, ha permitido identificar escenarios de riesgo de transmisión de la PPA en la interfaz cerdo-jabalí. Las notificaciones de PPA desde 2007 hasta 2016 fueron mapeadas en el mapa QAH, mostrando que en las zonas endémicas, el 60% de las notificaciones se produjeron en cerdos domésticos en granjas de baja bioseguridad, sobre todo en los paisajes agrícolas, en zonas de monocultivos y zonas agroforestales (niveles QAH 1 y 1.75) situadas a 2 km de las áreas naturales, entorno habitual donde se ubican las actividades agroganaderas. Desde un punto de vista biológico, estas coberturas ofrecen a lo largo del año gran variedad de recursos temporales al jabalí, tanto para su forrajeo como para su refugio; por lo que son zonas que favorecen un contacto directo o indirecto entre ambos hospedadores permitiendo la recirculación del virus. En la UE, por el contrario, el 95% de las notificaciones de PPA se produjeron en jabalíes, en los paisajes naturales (nivel QAH 2) sobre todo en los bosques de frondosas (caducifolios de hoja ancha) y bosques mixtos de frondosas y coníferas (de hoja acicular). Por tanto, las implicaciones para la gestión de la PPA en general son diferentes en áreas endémicas y en la UE, precisando un enfoque particular en escenarios QAH para garantizar la intervención preventiva y la detección temprana de la enfermedad.

Los resultados y metodologías desarrollados en esta tesis han permitido evaluar el riesgo de introducción de PPA en la UE a través de jabalíes y, pueden ser utilizados para reducir el riesgo de transmisión de la PPA a las explotaciones de porcino en la interfaz cerdo-jabalí. Estos avances sumados a la potencial aplicación de modelos de conectividad del paisaje, se espera resulten en una mejora de la prevención de la entrada de la PPA a través de jabalíes en países libres y un control más efectivo de la enfermedad en los territorios afectados. Los modelos biológicos del jabalí desarrollados en esta tesis también podrían ser aplicados para la gestión de otras enfermedades compartidas entre el cerdo doméstico y el jabalí; prueba de ello ha sido la transferencia a nivel regional, nacional e internacional realizada.

2) Summary

The main line of investigation of this thesis centres on research into and the development of biological models for populations of wild boar (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758), a widespread terrestrial mammal that acts as a potential host and reservoir for many swine diseases, such as Classical Swine Fever, Aujeszky disease, Food and Mouth Disease or Brucellosis. These models concentrate on African Swine Fever (ASF), a disease of mandatory notification of the World Organisation for Animal Health (OIE) that is one of the most complex and significant from a sanitary-economic perspective of all maladies affecting the world's pig-farming industry. Since its appearance in Georgia in 2007, the rapid spread of the ASF virus (ASFV) through Eastern Europe, coupled with the failure to prevent its spread and its reappearance in EU countries in 2014, has meant that the global sanitary alert level for this virus has had to be raised. Wild boar seem to have played an active role in the ASF epidemic in Eastern Europe and are known to be one of the factors behind the persistence of this disease in endemic areas (Armenia, Azerbaijan, Georgia, Russia, Belarus and Ukraine) and its introduction and local spread in UE countries (Latvia, Lithuania, Estonia and Poland). Thus, EU countries are now having to face up to a novel epidemiological situation and the challenge of halting the spread of ASF, a disease that until relatively recently had been somewhat overlooked. Three main entry routes for ASFV into disease-free countries are envisaged, of which the most difficult to control is its spread due to the natural movements of wild boar, an animal that knows no barely barriers or political frontiers. Knowledge of the large-scale distribution of wild boar – information that was not available when this thesis was begun – will be essential if effective programmes for preventing, monitoring and controlling the spread of ASF are to be implemented. To anticipate the distribution of the disease on a broad scale, veterinary epidemiology must begin to use tools from a biological standpoint that are based on geographical ecology and up-to-date data sources. Today, the evolution of Geographical Information Systems, technical advances in teledetection platforms capable of handling large quantities of environmental information (climate, topography, plant cover, etc.) and the development of applied statistical techniques all provide a solid base for estimating the distribution of this species. In this thesis I thus attempt to use and expand the possibilities offered by species distribution models in order to respond to some of the problems currently arising in veterinary epidemiology.

This doctoral thesis – "**Biological models applied to animal health**" – develops and provides cartographic models and tools at scales that will be useful for predicting wild boar distribution. This will help improve both prevention and monitoring systems based on risk analysis, as well as the ASF control programmes currently underway in Eurasia. To control ASF and implement effective prevention it is vital to identify potential areas in which the disease could appear as a means of guiding future research and providing up-to-date information for health policies and the design of prevention campaigns. This task began at national level with the development and evaluation of various models generated for the Iberian Peninsula (IP) that are also applicable at both UE and Eurasian scales. These models, which form part of the first objective of this thesis, have been validated using records of wild boar presence taken from numerous sources, as well as notifications of swine disease published by the World Animal Health Organization (OIE) and veterinary services in affected countries. This thesis

includes five scientific articles published in international reviews that describe the models used for evaluating the risk that wild boar will introduce ASFV into ASF-free EU countries and for identifying possible risk scenarios for the transmission of ASF in the pig-boar interface in Eurasia. These studies are part of objective 2.

Four approaches on the distribution of wild boar were used in the **first objective**, in which various models and mapping tools were developed at different scale. **Firstly**, a deterministic analytic model was created for the IP based on hunting bags (as an indicator of population levels) and on the vegetation (CORINE land-use classification) that provides the species with food and shelter. This enabled us to estimate and map the distribution, ideal habitat and density of wild boars in the IP: the average density of wild boar in Spain was estimated at 0.37/km² (min. 0.02, max. 2.2), 0.13/km² (min. 0.00048, max. 1.9) in Portugal and 0.31/km² in the IP as a whole.

Secondly, a probabilistic or stochastic model for Spain was developed that enabled us to predict the probability of occurrence of wild boar and to establish which environmental variables best predict the presence of the species. This model was developed using real presence data and a set of non-correlated environmental variables that take into account the species' ecology (as limiting factors or as indicators via indirect relationships) and its spatial and seasonal fluctuations in Spain. On the basis of their percentage contribution to the model, six variables were found to predict wild boar distribution in Spain. Of special importance were the number of sunshine hours, rainfall seasonality, isothermality, the minimum temperature in the coldest month of the year, slope and total annual precipitation. This model describes the distribution of the species with great precision and highlights the areas where wild boar are most likely to occur in Spain.

Thirdly, the deterministic analytic model was scaled up to EU level to estimate the boar's European distribution and the surface area of ideal habitat, which was weighted in three categories. To avoid any over- or underestimates, only data referring to standardized vegetation cover was used in the scaling up; both the use of hunting bags (due to a lack of minimally consistent homogenous data from EU countries) and the probabilistic model (due to bias and the lack of precision in records of wild boar presence in the EU) were ruled out. This model was used in 2013 to evaluate the level of risk of the introduction of ASF into the EU as a result of natural wild boar dispersion. In 2015, the risk of introduction was updated for disease-free countries by improving the most important factor in the risk estimation: the presence of ideal wild boar habitat. This enhancement was achieved by incorporating agricultural areas – specifically, monocultures situated less than 2 km from the species' natural habitats – into the model since this type of land cover has been shown to be of vital importance when identifying outbreaks of the disease. Agricultural land offers boars a great variety of seasonal resources in terms of both foraging opportunities and shelter. These areas are also where most direct and indirect contact between boars and domestic pigs take place. Six ideal habitat categories including agricultural areas used seasonally by wild boars were considered. The validity of these categories was evaluated via a comparison between these ideal habitats and biological data and data corresponding to 1451 records of ASF in boar in 2014 and 2015. The greatest number of notifications were from the most adequate habitat for the species. Nevertheless, 15% of notifications came from the agricultural category, that is,

from monocultures less than 2 km from natural areas, a result that highlights the relevance of this type of land cover not only to the species' ecology in general but also to the work required to halt the spread of ASF. Both risk evaluations are included in objective 2 of this thesis.

Currently, ASF transmission occurs under a number of different epidemiological scenarios that involve both wild boar and domestic pigs; as such, the boar-pig interface should be considered as a vital element of risk. Thus, **fourthly**, to identify this interface and assist in predicting ASF infection dynamics in the EU and in non-EU Eastern European countries, a standardized map of the species' distribution in Eurasia was generated using global vegetation cover (GLOBCOVER) to quantify the quality of available habitat (QAH) for wild boar. The EU deterministic model was adapted and given a new focus by the use of expert knowledge to classify wild boar habitat quality in Eurasia. This adaptation was necessary given the existence of a series of factors that were hampering attempts at conducting a large-scale extrapolation. One problem was caused by the fact that telemetric land-cover data (CORINE) is only available for EU countries and not for the remaining Eurasian countries. Moreover, data on land use are not directly comparable with the global vegetation cover (GLOBCOVER) since the latter employs different ways of classifying vegetation. Finally, both the scarcity of boar records and the heterogeneity of population data throughout the study area were hindering habitat characterization, thereby making it impossible to develop a good species distribution model. Thus, QAH for wild boar was assessed using expert opinion and a seven-level scale, which was closely correlated to the georeferenced records of boar presence: the greatest wild boar densities were found above all in areas with the two highest QAH levels, whilst the lowest densities were found in areas with the two lowest QAH levels. These results and evaluations confirm that the QAH map developed using expert opinion classifies in a robust fashion the suitability of wild boar habitat in the study area.

The second objective was centred on two studies of the health management of ASF outbreaks that discussed the application of the models of wild boar habitat quality and suitability. In the **first study**, a semi-quantitative methodology was used to evaluate the risk in 2013 of the introduction of ASFV into the EU owing to natural wild boar dispersal. The results of the analysis determined that the countries with the greatest potential risk of entry of the disease were Poland and Finland, followed by Lithuania and Latvia. The two factors that had most weight in the final results were the presence of ideal boar habitat, followed by the density of ASF outbreaks in wild boar and domestic pigs. In spite of the efforts to prevent the appearance and propagation of ASF in the EU, the disease appeared in 2014 in the countries judged to be most at risk from an ASF outbreak. The 2014 outbreak was associated with numerous cases of ASF entry linked to wild boar movements from endemic areas, which thus increases even more the probability that the disease will spread to other EU member countries.

In 2015 the relative risk of new outbreaks of ASF caused by wild boar in EU countries was updated using the same semi-quantitative model for veterinary monitoring. This update incorporates the most recent data and an improved version of the most important risk estimator: an optimized cartographic tool mapping wild boar distribution and the most suitable habitat for this species. The results underline the relatively high risk-values for Slovakia and Romania, followed by Finland, Czech Republic and Germany. Wild boar habitat is

still the most important risk indicator, whilst the population density is less significant than before. This suggests that the quality and continuity of habitat (i.e. presence of wild boar) currently contribute more to the spread of the disease than the density of boar populations.

The **second practical study**, the development of a standardized cartographic tool for boar QAH in Europe, identified scenarios with ASF transmission risk in the boar-pig interface. ASF notifications in 2007–2016 were plotted on the QAH map, which revealed that in endemic areas of the disease 60% of notifications were in domestic pigs in farms with low biosecurity, above all in agricultural landscapes, monocultures and agroforestry areas (levels QAH 1 and 1.75). By contrast, in the UE 95% of notifications of ASF were in wild boar in natural landscapes (level QAH 2), above all in broad-leaved woodland and mixed coniferous and broad-leaved woodland. Thus, the implications for the management of ASF in endemic areas and in the EU in general differ; special attention should be paid to the QAH scenarios to guarantee preventative action and the prompt detection of the disease.

The results and methods developed in this thesis will help evaluate the risk of introduction of ASF into the EU by wild boars and will assist in reducing the risk of transmission to pig farms at the pig-boar interface. It is hoped that these advances, aside from increasing the potential for applying landscape connectivity models, will facilitate preventative action aimed at halting ASF entry due to wild boar into disease-free countries and guarantee more effective control of the disease in affected territories. The biological models for the wild boar developed in this thesis are also applicable to the management of other diseases shared by domestic pigs and wild boars; proof of this is the successful adaptation and transfer to regional, national and international levels that has been performed.

3) INTRODUCCIÓN

3) INTRODUCCIÓN

La perturbación ejercida por las actividades humanas sobre el medio y las especies silvestres, constituye uno de los conflictos ambientales más graves a los que debe enfrentarse actualmente la humanidad (Wilson, 1988); representando un problema cada vez mayor, tanto para la fauna silvestre como para las especies domésticas y el hombre. En los últimos años, muchos estudios están demostrando que los cambios en los usos del suelo son uno de los factores más relevantes en el riesgo de aparición y transmisión de las enfermedades infecciosas emergentes a nivel global (Hausermann *et al.*, 2012, Loh *et al.*, 2015) (Figura 1). Estos cambios ambientales derivados principalmente de la expansión e intensificación de la actividad agro-ganadera, paralelo al desarrollo humano, incluyen la fragmentación del hábitat, la deforestación y la sustitución de la cobertura vegetal natural por cultivos (Daszak *et al.*, 2000, 2001, Smith *et al.*, 2009), invadiendo los hábitats naturales de las especies silvestres y favoreciendo su proximidad con el ganado. Entorno a estas áreas compartidas, se generan relaciones complejas que ocasionan multitud de problemas sanitarios que crean, potencian o amplifican posibles eventos epidemiológicos (Despommier *et al.*, 2007) (Figura 1). Un ejemplo que ilustra la importancia que tiene la expansión e intensificación agro-ganadera en áreas naturales lo encontramos en la aparición del virus de Nipah en el sur de Asia en 1999 (Chua *et al.*, 2000, 2002, Pulliam *et al.*, 2011). La principal causa se debió a que muchas granjas de cerdos en Malasia, donde surgió por primera vez la enfermedad, se ubicaron en zonas deforestadas donde habitaba un murciélago frugívoro del género *Pteropus* (zorro volador), reservorio natural del virus. Todas las evidencias han apuntado a que la existencia de árboles frutales en estas granjas y la cercanía del bosque tropical adyacente atraían a los murciélagos, exponiendo a los cerdos domésticos a la infección a través de la saliva contenida en frutos mordidos por el murciélago, la orina y las heces.

Al mismo tiempo, la alteración humana del paisaje modifica y afecta directamente la distribución, abundancia y el comportamiento de las poblaciones de la fauna silvestre (Wiens *et al.*, 1986, Dale *et al.*, 2000) que, en muchos casos, juegan un papel importante como reservorio, hospedador y fuente de infección en la transmisión y dispersión de muchas enfermedades compartidas con el ganado (Fischer y Gerhold, 2002). Algunas de estas enfermedades tienen la capacidad de afectar al estatus sanitario regional de un país, con el potencial de causar cuantiosas pérdidas económicas a los países y regiones afectadas. Por tanto, para los programas de seguimiento, prevención, vigilancia y control de enfermedades, es fundamental conocer la biología y la distribución de las especies silvestres y los factores ambientales asociados a esta interfaz doméstico-silvestre; elementos esenciales para salvaguardar la Sanidad Animal, la salud pública y la biodiversidad a nivel mundial en el siglo XXI (Despommier *et al.*, 2007).

Para comprender la epidemiología de una enfermedad animal en la que la especie silvestre juegue un papel importante, es esencial conocer la biología de esa especie, y de manera especial su hábitat. Sin embargo, existe un inconveniente para estimar la distribución de las especies silvestres, debido a la falta de información demográfica y biológica detallada; lo que conlleva un esfuerzo considerable para reunir información de calidad. Incluso para grupos zoológicos tan conocidos como las aves o mamíferos, no se disponen de datos suficientes

sobre sus tamaños poblacionales (Sánchez, 2007), dificultando la estimación exacta de su distribución. Para solventar esta falta de conocimiento, se suelen emplear varias aproximaciones o abstracciones de la realidad como cartografías de tipos de vegetación a distintas escalas (CORINE, GLOBCOVER), sustratos geológicos, datos climáticos (CRU, BioClim), imágenes de satélite, criterios de expertos, etc. (Ferrier, 2002, Sarkar y Margules, 2002). En los últimos años con la evolución de los sistemas de información geográfica (SIG) y el desarrollo de técnicas estadísticas aplicadas se ha facilitado la estimación de las distribuciones y abundancias de la fauna silvestre a gran escala. Estos modelos cartográficos se construyen en función de los factores ambientales que delimitan o condicionan la presencia de la especie (Guisan y Zimmermann 2000). Los datos sobre la distribución de una especie se limitan a constatar su presencia, sin existir medida alguna que permita diferenciar la ausencia de la falta de muestreo. Como criterio preliminar siempre se deberán utilizar aquellas relacionadas con la ecología de la especie (Austin, 2007, Gaston, 1996). En concreto, las relacionadas con la energía que entra en el sistema, como la productividad, evapotranspiración, pluviosidad, temperatura, radiación solar (Wright *et al.*, 1993); la amplitud altitudinal o alguna medida de la heterogeneidad ambiental (Wohlgemuth, 1998) y la influencia de la alteración antrópica del territorio, medida a través del uso del suelo o del tipo de paisaje. A menudo, estos modelos se alimentan con información de la presencia de la especie, que en la mayoría de los casos está dispersa en herbarios, en museos de historia natural, en inventarios faunísticos, en censos, o en datos de caza, sin que exista en muchas ocasiones posibilidad alguna de poder evaluar el esfuerzo de muestreo; y por tanto valorar la calidad de la información biológica disponible (Lobo, 2008). Algunas de las claves más importantes a la hora de trabajar con estos datos es la fiabilidad de la georreferenciación, la correcta identificación taxonómica o el tamaño mínimo de muestra. Por tanto, la comprobación de la información de partida es imprescindible en cualquier trabajo de modelado ecológico (Mateo, 2008).

Actualmente, las potentes herramientas informáticas disponibles, en especial los programas de bases de datos y los SIG, facilitan enormemente la recopilación y cartografía de la información biológica y ambiental (Miller, 2006). Además, los avances en los sensores remotos cada vez más precisos en la obtención de imágenes de satélite y su procesamiento digital, han permitido clasificar por categorías los usos del suelo y la cobertura vegetal de nuestro planeta a distintas escalas (Arino *et al.*, 2012, EEA, 2006, Pereira y Cooper, 2006). Por tanto, el uso de estas capas cartográficas resultan ser fundamentales para construir modelos de distribución de las especies silvestres, en especial las involucradas en enfermedades compartidas con el ganado (Costard *et al.*, 2013, de la Torre *et al.*, 2013), ya que estas tienen en cuenta los cambios recientes en la cobertura vegetal. La integración de estos modelos en los estudios sanitarios, pueden contribuir a mejorar los programas de prevención, vigilancia y control de las enfermedades compartidas reduciendo los riesgos de transmisión en la interfaz ganado doméstico-fauna silvestre.

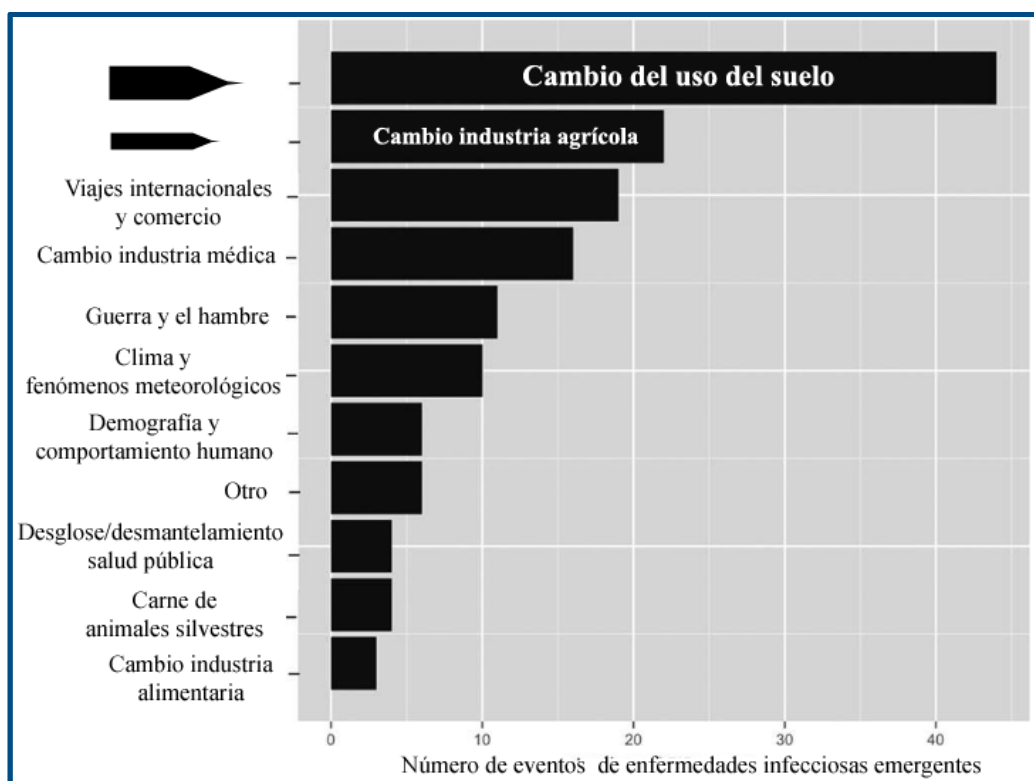


Figura 1: Numero de eventos infecciosos emergentes y las causas del surgimiento de enfermedades definidas por Jones *et al.*, 2008 (adaptado de Loh *et al.*, 2015, elaboración propia).

3.1) IMPORTANCIA DE LAS ESPECIES SILVESTRES EN LA EPIDEMIOLOGÍA DE LAS ENFERMEDADES ANIMALES.

En las últimas décadas, las especies silvestres han adquirido una mayor importancia en la Sanidad Animal (Stephen, 2014), ya que pueden actuar como reservorio, hospedador o vector de muchas enfermedades infecciosas. Asimismo, muchas de estas enfermedades tienen una alta probabilidad de afectar al estatus sanitario regional de especies de producción ganaderas. Estas enfermedades son capaces de provocar efectos directos en la producción, en el movimiento y las restricciones comerciales de animales y sus productos pudiendo originar graves consecuencias socio-económicas, políticas y sanitarias para los países y regiones afectadas.

Los cambios ambientales antropogénicos ocurridos en último siglo, como la sustitución de la vegetación natural por los cultivos intensivos (Jepsen *et al.*, 2015) y el incremento de las producciones ganaderas y los asentamientos humanos, ha posibilitado la proximidad, la invasión y el solapamiento de hábitats silvestres (Rwego *et al.*, 2008) donde algunas especies, como el jabalí, se han adaptado y prosperado en el paisaje agroforestal creado. Estos cambios en los sistemas ecológicos presionan a los animales silvestres a contactar con áreas ocupadas por el hombre y los animales domésticos. Por tanto, esta cercanía favorece aún más la interacción de patógenos entre la vida silvestre con el ganado y el hombre (Figura 2). Es por ello que en estos "nuevos" ecosistemas se originan multitud de problemas sanitarios (Wilcox y

Gubler, 2005) y es donde se exageran muchas enfermedades de manera bidireccional (Bengis *et al.*, 2002). Por ello, que el 75 % de las enfermedades emergentes tengan un origen en la fauna silvestre (Jones *et al.*, 2008) no es de extrañar si se tiene en cuenta que cada vez más se invaden los hábitats silvestres y cada vez más se generan y comparten espacios entre fauna silvestre y ganado. Un ejemplo de ello es la primera vez que se detectó el vPPA al introducir al cerdo doméstico europeo en el hábitat africano del facóquero común (*Phacochoerus africanus*), hospedador vertebrado original y reservorio natural del virus que, junto con las garrapatas del género *Ornithodoros* conforman el ciclo selvático de la enfermedad (Plowright *et al.*, 1969, Haresnape y Mamu, 1986). Aunque habría que destacar por su relevancia actual, la relación bidireccional de la PPA entre el cerdo y el jabalí en los escenarios epidemiológicos de la UE y de los países del Este de Europa, lo que está provocando graves problemas sanitarios. Así pues, para analizar la dinámica de las enfermedades, es esencial comprender los vínculos e interacciones geoespaciales de la interfaz entre el ganado y la fauna silvestre, teniendo en cuenta los cambios en el paisaje, pues este último puede ser un verdadero factor de riesgo (Hausermann *et al.*, 2015). Para ello es fundamental desarrollar nuevos métodos y estrategias para la reducción de los riesgos de contagio basados en la eliminación o minimización de las interacciones en la interfaz. Hay que tener en cuenta que el control de enfermedades en fauna silvestre y ganadería es muy costoso y en muchos casos, difícil de llevar a cabo.

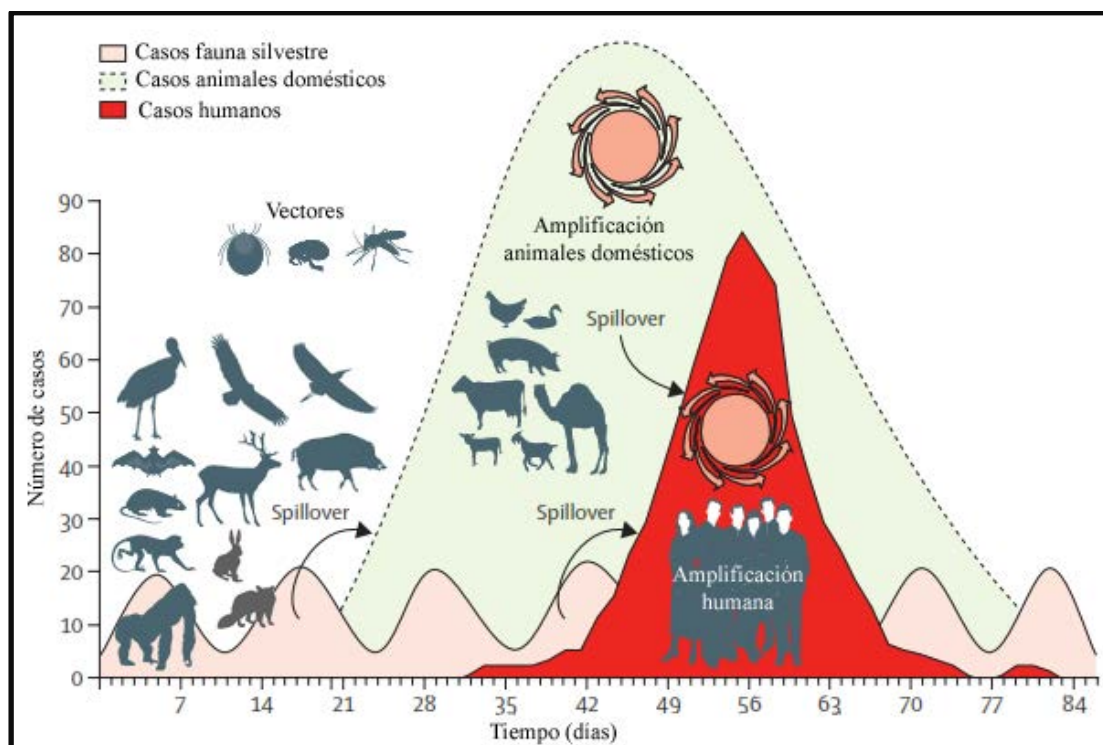


Figura 2: Relevancia de la ecología de las enfermedades. Comprensión de la relación entre los cambios ambientales, la dinámica de la población, la fauna y la dinámica de sus microbios. La transmisión de la infección y la amplificación en las personas (rojo) se produce después de que un patógeno de la fauna silvestre (rosa) se mueve en la ganadería para causar un brote (verde) que amplifica la capacidad de transmisión de patógenos a las personas. (Fuente Karest *et al.*, 2012, elaboración propia).

En este entorno compartido, la transmisión y el flujo de patógenos entre animales domésticos y silvestres puede establecerse de forma multidireccional (Bengis *et al.*, 2002) por transmisión directa, indirecta, o a través de vectores. La importancia de la transmisión dependerá de la naturaleza y de la intensidad de la interacción entre la vida silvestre y el ganado, el tipo de sistema de producción ganadera y del estado del medio ambiente. De ello va a depender, el tipo y rango de hospedadores a los que puede infectar y como se puede transmitir el patógeno entre estos en el espacio y tiempo. En investigación, para analizar la concomitancia de infecciones de origen multifactorial se precisa disponer de una perspectiva holística basada en un enfoque interdisciplinario que implica la integración y relación de factores biológicos, ecológicos, económicos, sociales, políticos, y medioambientales (Hudson, 2002, Weiss y McMichael, 2004, Wilcox y Gubler, 2005). La adecuada selección de esta concomitancia multifactorial permite analizar, con mayor precisión, la dinámica del patógeno en la interfaz fauna silvestre- animales domésticos y humanos para identificar y minimizar los riesgos de transmisión de las enfermedades. Por ello, para el estudio de la ecología de las enfermedades en hábitats compartidos, el conocimiento de la distribución espacio-temporal de las especies silvestres es uno de los elementos clave para este tipo de investigaciones (Snieszko, 1973).

Como norma general, la transmisión de ciertas enfermedades entre las especies domésticas y silvestres se suele enfocar teniendo solamente en cuenta los peligros que representan las especies silvestres para las domésticas. Sin embargo puede enfocarse de manera inversa, pues el problema no es unidireccional; y se debe considerar también el peligro que puede representar las especies domésticas para las silvestres. El ejemplo más representativo de contaminación de las especies silvestres por una especie doméstica es el de la introducción de la peste bovina (Rinderpest) en el continente africano en 1890 (Simon, 1962) procedente de ganado infectado de la India, que provocó una epidemia que estableció al virus en el continente. La peste bovina (PB) es una enfermedad vírica contagiosa (género *Morbillivirus* de la familia Paramyxoviridae) que afecta principalmente al ganado bovino, los búfalos domésticos y algunas especies silvestres, siendo una de las enfermedades más letales del ganado. La transmisión del virus por lo general ocurre a través de contacto directo o indirecto con animales infectados. La rápida dispersión de esta epizootía provocó un desastre social y económico pues inicialmente, en el África sub-Sahariana la mortalidad del ganado bovino se estimó alrededor del 90%, y en menor medida en ovejas y cabras. Ocasionó graves pérdidas en la fauna silvestre, diezmando sus poblaciones (búfalos silvestres, jirafas y ñus). La pérdida de animales de trabajo, de ganado doméstico y de animales de caza produjo una hambruna, matando a un tercio de la población humana en Etiopía y dos tercios de Maasais en Tanzania. Además, la reducción de las labores de pastoreo, permitió el aumento de la superficie de matorrales en detrimento de los pastizales, potenciando las condiciones idóneas para la reproducción de la mosca tsé-tsé, generando un brote de la enfermedad del sueño en humanos. Esta epidemia ha sido considerada como el desastre natural más catastrófico que haya afectado a África hasta la fecha. Aunque hoy día, y después de muchos esfuerzos y millones de euros invertidos, se puede hablar de la casi erradicación de esta enfermedad a nivel mundial (com. oral. Juan Lubroth, Jefe Servicio Veterinario de la FAO).

Otros ejemplos no tan representativos como la peste bovina, donde el sentido de la transmisión de la enfermedad ha ocurrido de especies domésticas a silvestres, son los de la brucelosis, el moquillo canino o la malaria aviar.

En el caso de la brucelosis (*Brucella abortus*) acontecido en el Parque Nacional de Yellowstone, la transmisión de la enfermedad al bisonte ocurrió poco después de la introducción del patógeno en América del Norte con el ganado (1917); aniquilando a gran parte de su población. Todas las líneas de investigación indicaron que la transmisión al bisonte americano ocurrió directamente a partir del ganado (Meagher y Meyer, 1994). Los contagios a la fauna silvestre coincidieron durante los partos de especies ganaderas infectadas, pues depositaban material infeccioso en las áreas compartidas de pastos. Los alces que habitaban las áreas de pastoreo invernales al sur del Parque Nacional Yellowstone adquirieron la enfermedad directamente del ganado por contacto directo a través del material infeccioso. Los bisontes que usan en la actualidad el Parque Nacional 'Grand Teton' probablemente adquirieron la brucelosis a partir de alces, también en las áreas de pastoreo.

El caso del virus del distemper o moquillo canino representa una seria amenaza para la conservación de la vida silvestre y la biodiversidad. Las poblaciones de perros son reservorio de enfermedades que pueden afectar potencialmente a la vida silvestre mediante el mecanismo de "spill-over" o "derrame" (Daszak *et al.*, 2000). En 1994, un brote de Distemper Canino ocasionó la muerte de cerca del 30% de la población de leones (*Panthera leo*) en el Parque Nacional del Serengueti en Tanzania siendo el posible origen de la enfermedad las poblaciones de perros domésticos no vacunados que habitaban cerca al parque (Roelke-Parker *et al.*, 1996). Otros animales silvestres afectados fueron guepardos (*Acinonyx jubatus*) y perros salvajes africanos (*Lycaon pictus*) ambas especies en peligro de extinción. En numerosos estudios se ha documentado la muerte de varias poblaciones de carnívoros silvestres (leones, *Panthera leo*; lobo etíope, *Canis simensis*; perro salvaje africano, *Lycaon pictus*; zorro ártico, *Vulpes lagopus* y foca del Caspio, *Pusa caspica*) concluyendo que los perros domésticos actuaron como fuente de infección para las especies silvestres (Knobel *et al.*, 2014).

El caso de la Malaria aviar (*Plasmodium relictum*) fue introducida en Hawaii a través de aves exóticas mantenidas en cautividad por los colonos, pero necesitó de un vector para expandirse. Esto fue posible tras la introducción del mosquito *Culex quinquefasciatus* en los barriles de agua de un velero en 1826. Especies de aves autóctonas y endémicas de Hawaii sucumbieron rápidamente ya que no tenían resistencia a la Malaria aviar. Aves únicas como los mieleros, que habían evolucionado en una amplia gama de especies y subespecies para cubrir diferentes nichos, están amenazadas por esta enfermedad y por la pérdida de hábitat. La Malaria aviar ha contribuido a la extinción de, al menos, 10 especies de aves nativas en Hawaii y amenaza a muchas más.

Si bien es verdad que la sanidad es medida económicamente con diferentes variables tratándose de especies domésticas o silvestres, la realidad es que el valor corresponde al ámbito de aplicación y una variable tan potente como la pérdida de biodiversidad, es la que en estos momentos, y gracias a los economistas ambientales, está siendo determinante para imponer el coste de los ecosistemas transformados (Bibby *et al.*, 1992, Wittmer *et al.*, 2010). Esta crisis de la biodiversidad, debida principalmente al deterioro y fragmentación de los

hábitats, la explotación excesiva de plantas y animales o la agricultura, es de los mayores peligros para el futuro de la humanidad, pues es de la naturaleza de donde obtenemos diversos beneficios para nuestro bienestar. Por ejemplo, cada año desaparecen miles de especies y con ellas su diversidad genética, nuevas posibilidades de culturas agrícolas, productos industriales o medicinas para curar las enfermedades (Ehrlich y Ehrlich 1981). Con la pérdida de diversidad, aumenta la uniformidad, la dependencia de unas pocas variedades de plantas para alimentarnos, y sobre todo crece la vulnerabilidad ante las plagas y las enfermedades. Además, la mayor parte del germoplasma de las especies y variedades agrícolas y ganaderas puede llegar a desaparecer (Santamarta, 2014). Para hacernos una idea de la dimensión del problema, el porcentaje del área transformada por el hombre a nivel mundial es del 73% (si excluimos las áreas desérticas, rocosas y heladas), quedando tan sólo un 27% restante de ecosistemas y de diversidad biológica bien conservada (Hannah *et al.*, 1993, Santamarta, 2014). Por ello, se debe considerar igualmente como en otros sectores productivos o industriales los costes en términos del capital natural; valorando económicamente la pérdida en biodiversidad y evaluando la sanidad ambiental del ecosistema. ¿Cuánto cuesta la pérdida en biodiversidad?

En los ecosistemas cada vez más transformados existe la necesidad imperiosa de hablar de una única sanidad (en inglés One Health). Esta requiere del esfuerzo de integración de múltiples disciplinas que trabajan a nivel local, nacional y global para alcanzar una salud óptima para las personas, animales y el medio ambiente. Uno de los requisitos necesario pero no suficiente de la One Health es el reconocimiento de la compleja vinculación entre humanos, animales de granja, animales de compañía y la fauna silvestre en el medio ambiente y su análisis a través de la multidisciplina, interdisciplina y transdisciplina. La medicina veterinaria es la única profesión que opera de forma rutinaria en la interfaz de estos tres componentes de una salud (Calistri *et al.*, 2012). Por tanto, la One Health tiene la obligación de compartir y conjugar el conocimiento de diferentes disciplinas aspirando a trazar entre ellas fronteras no demasiado rígidas e inflexibles para resolver los problemas sanitarios; destacando el vínculo existente entre las enfermedades animales y la salud pública en el contexto global actual (Vallat, 2009).

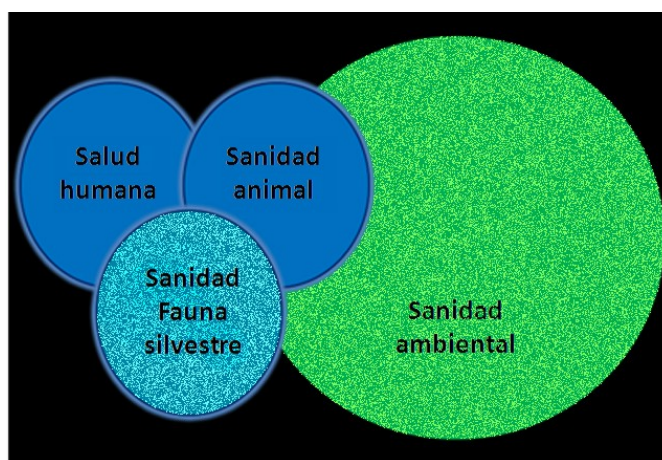


Figura 3: Una Salud, el solapamiento de diferentes sectores para resolver problemas de salud. Fuente: adaptado de Daszak *et al.*, (2000), elaboración propia.

Aunque la transmisión y el flujo de patógenos entre animales domésticos y silvestres puede ser multidireccional, de forma directa, indirecta, o por vectores, en esta tesis nos vamos a centrar en el jabalí europeo, un mamífero terrestre de amplia distribución que puede actuar como potencial hospedador y reservorio en el ciclo de la Peste porcina africana (PPA), enfermedad vírica de declaración obligatoria que afecta al cerdo doméstico.

Estudios previos parecen indicar que el jabalí ha desempeñado un papel activo en la epidemia de la PPA en el Este Europa desde su entrada en 2007, al estar involucrado en el mantenimiento de la enfermedad en las zonas endémicas (Armenia, Azerbaiyán, Georgia, Federación de Rusia, Bielorrusia y Ucrania) y en la introducción y difusión local dentro de los países de la UE (Letonia, Lituania, Estonia y Polonia). Actualmente, la transmisión de la PPA, se mantiene bajo diferentes escenarios epidemiológicos, implicando tanto a cerdos domésticos como jabalíes y, a pesar de las medidas de control llevadas a cabo, la PPA sigue su progresivo avance a través de los países afectados. Sin embargo, hasta la fecha no se disponía de una herramienta estandarizada para la identificación de la interfaz cerdo-jabalí; zona potencial de contacto directo e indirecto que está jugando un papel fundamental en la transmisión y mantenimiento de la enfermedad. Por tanto, para el diseño de los distintos programas sanitarios que tienen por objeto la prevención, vigilancia y control de la PPA, es esencial conocer la distribución del jabalí en Europa; motivo del desarrollo de esta tesis.

3.2) LA PESTE PORCINA AFRICANA

La Peste porcina africana (PPA) es una enfermedad hemorrágica de origen vírico, altamente contagiosa, que afecta exclusivamente a suidos domésticos y silvestres. Todos los grupos de edad son igualmente susceptibles con síntomas clínicos de la enfermedad. Sin embargo, los suidos silvestres africanos son muy resistentes y portadores asintomáticos del virus. La PPA cuenta con una epidemiología y ecología muy intrincadas y en la actualidad es la de mayor importancia, tanto a nivel sanitario como socioeconómico, de entre todas las que pueden afectar a la industria porcina mundial. El agente causal de la PPA es un virus ADN de gran tamaño y estructura compleja, perteneciente a la familia *Asfarviridae*, que causa infecciones generalmente agudas o subagudas pero que puede también generar infecciones persistentes por meses o años en los animales supervivientes. La Organización Mundial de Sanidad Animal (OIE) la incluye en la Lista de enfermedades de declaración obligatoria debido al impacto devastador que genera en los países a los que afecta, por la elevada tasa de mortalidad en cerdos, las restricciones que genera en el comercio internacional de animales y de productos de origen porcino, su tendencia a la rápida difusión internacional y a la ausencia de tratamiento o vacuna eficaces. Es precisamente esta falta de vacuna eficaz lo que obliga a basar su control en la detección temprana y la aplicación de estrictas medidas sanitarias y de bioseguridad.

El carácter patógeno del virus varía desde cepas de alta virulencia (caracterizada por fiebre alta, pérdida de apetito, hemorragias en la piel y en órganos internos) hasta cepas de menor virulencia e incluso de baja patogenicidad, que aparecen en regiones donde la enfermedad está bien establecida, tras la circulación del virus durante meses o años entre las poblaciones susceptibles. Esta situación es, en ocasiones, difícil de diagnosticar. Los animales infectados muestran una amplia variedad de formas clínicas (hiperaguda, aguda, subaguda y crónica) dependiendo de la virulencia del virus y el estatus inmunológico del hospedador. Las formas hiperagudas son predominantes en el comienzo de los brotes en zonas libres de la enfermedad, donde causan altas tasas de mortalidad de hasta el 95-100%. Una vez establecida, la enfermedad progresa hacia formas clínicas agudas y subagudas que se mantienen en el tiempo. No obstante, otras formas clínicas (crónica y subclínica o inaparente) suelen aparecer a posteriori como evolución de la enfermedad: los animales supervivientes a cuadros agudos y subagudos, aún portadores del virus, pueden recuperarse y sufrir reinfecciones del virus circulante en las regiones endémicas. Estos animales recuperados poseen gran importancia desde el punto de vista epidemiológico ya que pueden mantener y diseminar el virus entre la población susceptible (Sánchez-Vizcaíno *et al.*, 2012).

Esta enfermedad fue descrita por primera vez en Kenia (Montgomery, 1921) tras la aparición de brotes en cerdos domésticos europeos recién introducidos en el continente africano (Gómez-Tejedor, 1993). Fueron registrados en 1910 y 1915, causando una mortalidad en cerdos cercana al 100%. También se pudo demostrar que los suidos silvestres africanos (*Phacochoerus aethiopicus* y *Potamochoerus porcus*), pese a no sufrir la enfermedad, podían actuar como reservorios; siendo probablemente el origen de los primeros brotes en cerdos domésticos (Montgomery, 1921). En 1932 se aisló por primera vez el agente causal de la enfermedad en suidos silvestres capturados en las proximidades de granjas de cerdos domésticos infectados por el vPPA (Steyn, 1932). Sin embargo, la transmisión directa de la

enfermedad entre suidos silvestres y domésticos no se pudo demostrar hasta que se descubrió que las garrapatas blandas del género *Ornithodoros* podían ser portadoras del virus (De tray, 1957). En África sudoriental, el vPPA se mantiene en un ciclo selvático en el que intervienen principalmente las garrapatas *O. moubata* y *O. sonrai* (Vial *et al.*, 2007) siendo elementos fundamentales en el ciclo de transmisión entre suidos silvestres y domésticos (Plowright, 1969, Sánchez Botija 1963) (Figura 4). Por tanto la presencia de garrapatas en esta región hace que la erradicación de la PPA sea más difícil; pues estos artrópodos tienen la capacidad de amplificar el virus exponencialmente (Basto *et al.*, 2006, Kleiboeker *et al.*, 1998) y transmitirlo de forma transtadial (entre estadios de pupa-larva-adulto), transovarial y sexualmente dentro de la misma especie, pudiendo mantener el virus sin necesidad del suido, facilitando así su difusión (Plowright *et al.*, 1970, Rennie *et al.*, 2001).

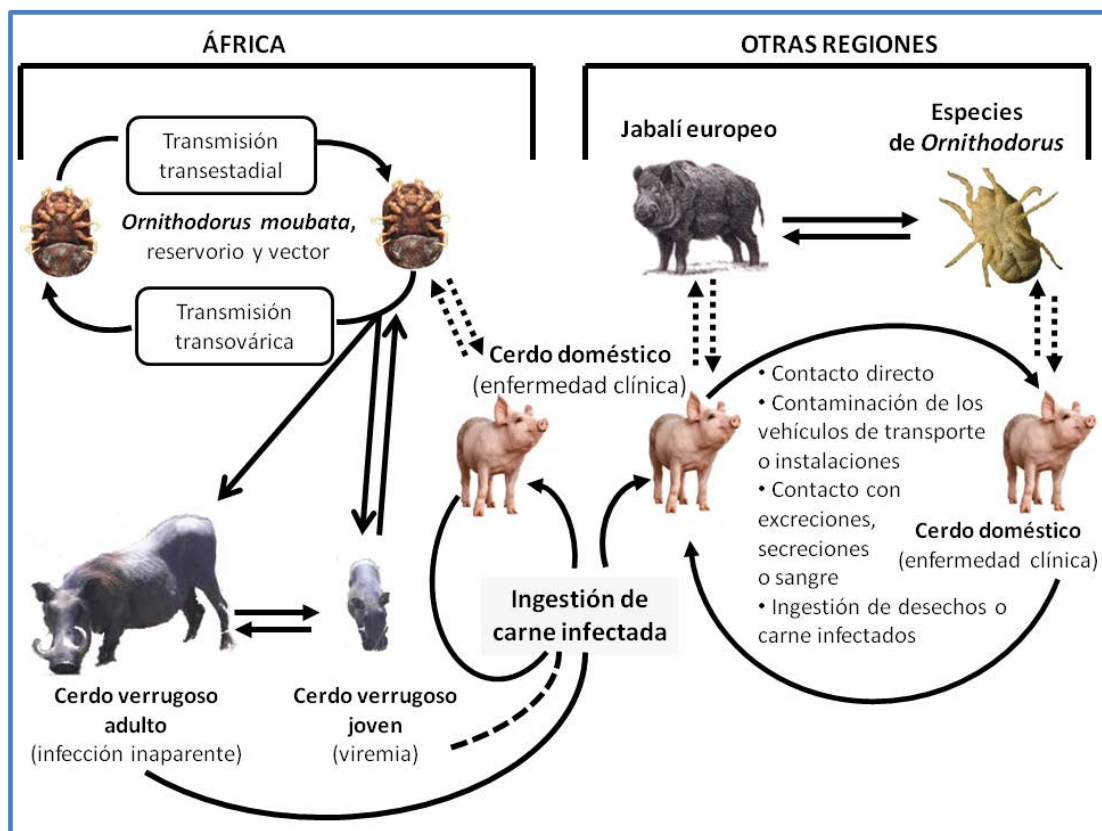


Figura 4: Mantenimiento y transmisión del virus de la peste porcina africana en las poblaciones de cerdos silvestres y domésticos y en las garrapatas. Fuente: Quinn *et al.*, 2005 (elaboración propia).

Actualmente, la enfermedad se encuentra ampliamente presente en la mayoría de los países del África Subsahariana. En diferentes ocasiones el vPPA se ha extendido fuera del continente africano. La primera salida del continente africano ocurrió en 1957, infectando Portugal, siendo rápidamente controlada. Tras dos años de silencio el virus se detectó de nuevo en Portugal en 1960, con consecuencias mucho más graves ya que se difundió

rápidamente por la Península Ibérica (España y Portugal), estando presente más de 30 años y ocasionando numerosos brotes en otros países europeos entre 1960 y 1993 (Bélgica, Holanda, Francia, Italia y Malta) y en el continente americano en la década de 1970 (Caribe y Sudamérica) (Gallardo *et al.*, 2015). De todos estos países la PPA ha sido erradicada, con la excepción de la isla de Cerdeña (Italia), que permanece endémica desde su entrada en 1978.

Durante estos últimos 15 años la PPA ha estado moviéndose activamente por África, aumentando la presencia del vPPA y alcanzando un récord histórico de países afectados, muchos de ellos anteriormente libres de la enfermedad (Penrith y Vosloo, 2009). Esta capacidad de difusión del virus ha podido estar ocasionada fundamentalmente por el incremento de las producciones de cerdo y la globalización de las comunicaciones dentro de África y desde África al exterior (Costard *et al.*, 2009). Aunque habría que destacar otra hipótesis, que es la "posible" existencia de cerdos domésticos tolerantes de la enfermedad (con presencia de virus pero no de anticuerpos), lo que dificultaría la detección temprana y la rápida implantación de las adecuadas medidas de control. La presencia en diversos países africanos de estos cerdos de razas locales, asintomáticas y portadoras de la enfermedad, (Haresnape *et al.*, 1985, Mendes, 1994, Penrith *et al.*, 2004a) podría explicar la aparición de un mayor volumen de animales y productos potencialmente contaminados en movimiento. Por todo ello, en los últimos años el riesgo de introducción y diseminación internacional de la enfermedad ha aumentado, amenazando de nuevo al sector porcino mundial. Los hechos anteriormente descritos pudieron favorecer la última difusión de la enfermedad desde el continente africano a Georgia en abril del 2007 (Beltrán-Alcrudo *et al.*, 2008), cambiando la distribución de la enfermedad e incrementando el riesgo de introducción en países vecinos. Probablemente el virus llegó al Este de Europa a través de residuos de carne contaminada transportados en barcos procedentes de países del Este de África y empleados en la alimentación de los cerdos; situación parecida a la ocurrida en Portugal, introducido por residuos contaminados de aviones llegados desde Angola (Oeste de África), en una granja muy cerca del aeropuerto de Lisboa. Desde entonces, al igual que ocurrió en la primera introducción en Europa (1960), la rápida difusión de la PPA a través de los países del Cáucaso, del Este de Europa y la Federación Rusa, el escaso éxito en su control y el resurgimiento en 2014 en países de la UE, ha elevado el nivel de alerta sanitaria global frente al virus. Además, existe una alta probabilidad que la enfermedad se convierta en endémica en territorio de la Federación Rusa, debido al alto número de notificaciones de PPA en la población doméstica y silvestre y el gran volumen de comercio de animales y productos animales sin control en la zona (Sanchez-Vizcaíno, 2012). De hecho, estudios desarrollados posteriormente definieron como zonas endémicas a la Federación Rusa, Bielorrusia, Ucrania y la región del Cáucaso (Gogin *et al.*, 2013). Por tanto, esta situación en Europa del Este representa un riesgo constante de entrada de la PPA en la UE, especialmente a través de rutas que son difíciles de controlar, como los movimientos de jabalíes, el movimiento ilegal de animales y productos de origen animal y los movimientos de los vehículos contaminados u otros objetos inanimados.

Tres vías de entrada se asocian principalmente al riesgo de introducción del vPPA en países libres de la enfermedad. Dos de las vías más importantes son el comercio legal de cerdos y sus productos y las rutas asociadas al transporte; aunque también habría que destacar la entrada ilegal de productos de cerdo y la vinculada al movimiento natural del jabalí, siendo esta última la más complicada de controlar. Estudios previos parecen indicar que

el jabalí ha desempeñado un papel activo en la epidemia de la PPA en el Este Europa, al estar involucrado en el mantenimiento de la enfermedad en las zonas endémicas (Armenia, Azerbaiyán, Georgia, Federación de Rusia, Bielorrusia y Ucrania) y en la introducción y difusión local dentro de los países de la UE (Letonia, Lituania, Estonia y Polonia). A pesar de las medidas de prevención y control llevadas a cabo, la PPA sigue su progresivo avance a través de los países afectados (Sánchez-Vizcaíno *et al.*, 2012).

Actualmente en las zonas endémicas y en la UE, la transmisión de la enfermedad se mantiene bajo diferentes escenarios epidemiológicos, implicando tanto a cerdos domésticos como jabalíes. Conocer la distribución del jabalí a gran escala y la identificación de la interfaz cerdo-jabalí (elemento fundamental en la transmisión y mantenimiento de la enfermedad) va a ser esencial para ayudar a diseñar los distintos programas sanitarios que tienen por objeto la prevención, vigilancia, control y detección temprana de la PPA; principales armas para la lucha contra esta enfermedad.

3.2.1) El virus

El virus de la peste porcina africana (vPPA), anteriormente asignado a la familia *Iridoviridae*, ha sido recientemente asignado a la familia *Asfarviridae*, la cual contiene un único género *Asfivirus* (Arias *et al.*, 2012). El virus posee semejanzas en su estructura genómica y en el método de replicación con otros poxvirus, pero es diferente de ellos en otros aspectos. Los viriones tiene un diámetro de 175 a 215 nm y están formados por un centro de nucleoproteína ligado a membranas encerrado en una cápside icosaédrica rodeada a su vez por una envuelta externa que contiene lípidos (Quinn *et al.*, 2005). Este complejo virus posee más de 50 proteínas, incluyendo un gran número de proteínas estructurales y varias enzimas codificadas por el virus necesarias para la transcripción y modificación post-traducción del mRNA. Su genoma consiste en una sola molécula de DNA bicatenario lineal. Tras la replicación en el citoplasma, el virus es liberado mediante gemación a través de la membrana plasmática o tras la rotura de la célula (Quinn *et al.*, 2005). El virus de la PPA es estable en el ambiente a una amplia gama de temperaturas (de 4º a 20ºC) y de valores de pH y, puede persistir durante meses en carne. Su infectividad se puede anular mediante calor y tras el tratamiento con solventes lipídicos y algunos desinfectantes como el ortofenilfenol (Quinn *et al.*, 2005).

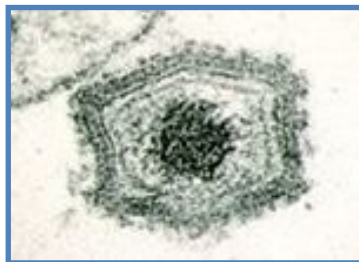


Figura 5: Virus de la PPA. Fuente: SUAT

La infección de la PPA induce a la aparición de anticuerpos parcialmente neutralizantes frente a algunas proteínas virales (Gomez-Puertas *et al.*, 1996), pero no son suficientes para neutralizar por completo la infección viral (Neilan *et al.*, 2004). Este hecho ha sido una de las principales dificultades para la obtención de una vacuna eficaz y, pese al esfuerzo de investigación realizado hasta el momento, aún no existe ni vacuna ni tratamientos eficaces para la lucha y el control de esta enfermedad. Los aislados del vPPA se clasifican en 22 genotipos diferentes (Boshoff *et al.*, 2007), todos ellos presente en África, basados en el análisis de la proteína de mayor tamaño del virus (extremo carboxi-terminal de la proteína p72) (Bastos *et al.*, 2003, Boshoff *et al.*, 2007). El genotipo I es el que se encuentra más extendido en África, presente en todos los países afectados en el oeste del continente (Lubisi *et al.*, 2005). Algunos genotipos del vPPA permanecen restringidos en un sólo país, sin embargo, otros se encuentran ampliamente distribuidos por toda la geografía africana. En la primera incursión del vPPA fuera del continente africano, el genotipo I fue el único implicado en todos los brotes ocurridos en Europa y América; mientras que en la última incursión del virus en el Este de Europa, se ha relacionado con el genotipo II (Rowlands *et al.*, 2008) (Fig 6).

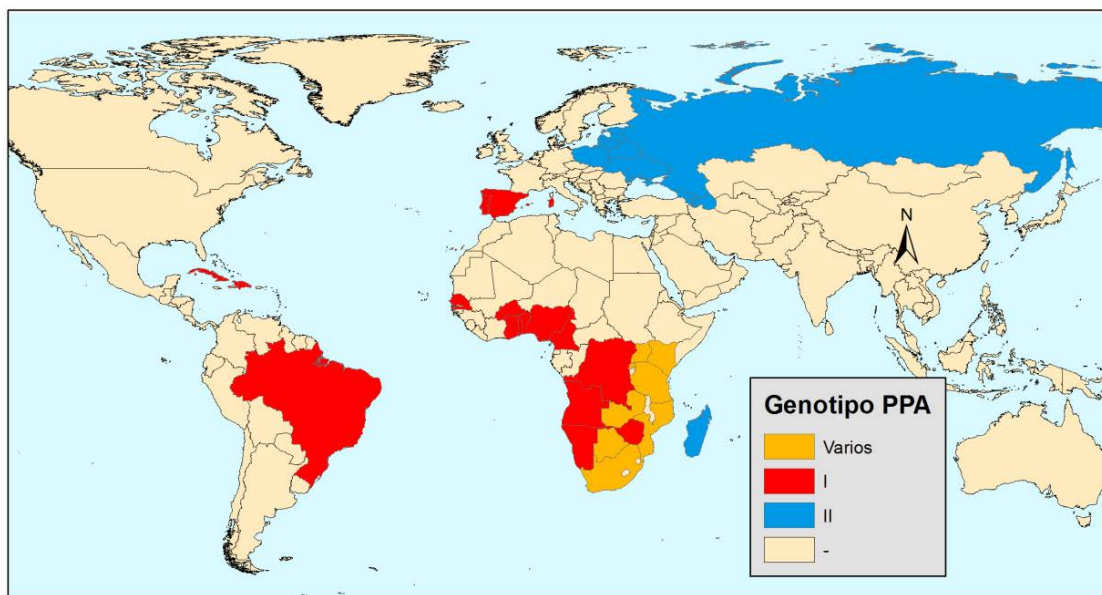


Figura 6: Distribución de los genotipos I y II de PPA en el mundo hasta la actualidad. Fuentes: (Lubisi *et al.*, 2005, Rowlands *et al.*, 2008), elaboración propia.

3.2.2) Hospedadores y vectores

Los suidos (*Suidae*) son una familia de mamíferos artiodáctilos en la que se incluyen los cerdos domésticos, los jabalíes y sus parientes más cercanos, distribuidos originariamente en Eurasia y el norte de África; aunque el *Sus scrofa* ha sido introducido posteriormente en el continente americano, Australia, Nueva Zelanda y en diversas islas del Pacífico (Long, 2003), tanto en su forma doméstica como silvestre. En el caso del jabalí europeo (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758) y el cerdo doméstico la enfermedad cursa de forma sintomática, mientras que en los suidos silvestres africanos la enfermedad por lo general es asintomática, sin consecuencias

negativa para el animal infectado (Jori y Bastos, 2009). Dependiendo de la especie o subespecie de suido silvestre africano se pueden diferenciar el facóquero común (*Phacochoerus africanus*), el potamóquero (*Potamochoerus larvatus* y *P. porcus*) y los hilóqueros (*Hylochoerus meinertzhageni*). No todos juegan un papel igual de importante respecto a la epidemiología del vPPA, ni se distribuyen por igual en el continente africano, lo que potenciará en mayor o menor medida la infección y contacto con el cerdo doméstico. Habría que destacar al facóquero común ya que ha sido considerado como hospedador vertebrado original o reservorio natural del virus (resistente a la enfermedad y portador asintomático del virus), aunque la transmisión depende de la presencia de garrapatas del género *Ornithodoros*, presente en el Sur y Este de África.

Centrándonos en el continente Euroasiático, enfoque de la presente tesis, los suidos silvestres con importancia en la epidemiología de la PPA son el jabalí y el cerdo silvestre. Se ha demostrado en infecciones naturales y experimentales la susceptibilidad de ambos al vPPA, tanto en la Península Ibérica como en el Este de Europa. Asimismo, al igual que el jabalí, los cerdos domésticos son susceptibles y presentan sintomatología a la infección por el vPPA. A pesar de que muchos estudios han evaluado el papel del jabalí en el ciclo de la PPA como huésped natural del virus tanto en la Península Ibérica, en Cerdeña (Firinú y Scarano, 1988) como en las zonas actualmente afectadas de la Federación Rusa (Beltrán-Alcrudo *et al.*, 2009), su papel en la persistencia de la enfermedad aún no está claro. Otros estudios desarrollados en Cerdeña (Laddomada *et al.*, 1994, Rolesu *et al.*, 2007) y España (Perez *et al.*, 1998, Mur *et al.*, 2012) sugieren que el jabalí juega un papel secundario en la epidemiología de la enfermedad, ya que en ausencia de reinfecciones a partir de cerdos domésticos infectados, especialmente cuando interactúan con granjas de traspatio (Manellietal, 1997, 1998, Jori y Bastos, 2009) o con residuos infectados, la enfermedad en poblaciones de jabalíes tiende a desaparecer con el tiempo.

Sin embargo, esta hipótesis debería ser comprobada más ampliamente, para obtener una mejor comprensión del papel de jabalíes en la persistencia del vPPA, sobre todo en las zonas afectadas actualmente, como la Federación de Rusia y la UE. Para ello, habría que ampliar los estudios incluyendo otros factores ecológicos y antropogénicos relacionados con la distribución de la especie y la presencia de la enfermedad, como por ejemplo: la fragmentación y conectividad del hábitat; la disponibilidad de alimento y refugio; las características de la población; las prácticas de manejo (Vicente *et al.*, 2007); o la sobreabundancia de individuos (Gortázar *et al.*, 2006) entre otros.

Las garrapatas del género *Ornithodoros* es otro componente importante en el ciclo epidemiológico de la PPA, pues el vPPA también es capaz de replicarse en estos ectoparásitos hematófagos. Actúan como vectores biológicos y son reservorios de la enfermedad, donde el virus puede persistir largos periodos de tiempo (Sanchez-Bojita, 1963), incluso permanecer infeccioso hasta cinco años (Boinas *et al.*, 2011). Por ejemplo, en el Sur y Este del continente africano, el *O. moubata* junto con el facóquero juega un papel muy importante en el ciclo selvático de PPA (Haresnape y Mamu, 1986). Además la capacidad del *O. moubata* de infectar a individuos de su misma especie tanto de forma trans-ovárica, trans-estádica como sexual sólo de machos a hembras, facilita en gran medida el mantenimiento y difusión de la infección Rennie *et al.*, 2001, Thomson, 1985).

En la Península Ibérica, ha sido demostrada tanto la presencia de *O. erraticus* como su papel en la persistencia de la enfermedad (Oleaga-Pérez *et al.*, 1990, Perez-Sanchez *et al.*, 1994), con la diferencia entre su congénere africano que sólo es capaz de transmitir la infección de forma trans-estádica (Caiado *et al.*, 1988).

En cuanto a la cuenca del Mediterráneo, los países del Cáucaso y la Federación Rusa, sólo se ha constatado la presencia de *O. alactagalis*, *O. asperus*, *O. normandi*, *O. pavlovskyi*, *O. tartakovskyi*, *O. tholozani*, *O. erraticus*, *O. lahorensis* y *O. sonrai*, desconociendo casi por completo su distribución, preferencias de hábitat y hospedador. Sin embargo, debido a que todas las especies de *Ornithodoros* analizadas hasta la fecha son susceptibles a la infección del vPPA, es esencial conocer su distribución y comportamiento para la transmisión de PPA (EFSA 2010). Recientemente, se ha realizado numerosos esfuerzos en este sentido gracias al proyecto europeo ASFORCE (<http://asforce.org>). Se generó un mapa de distribución de las garrapatas del género *Ornithodoros* en base a su hábitat para la UE y países vecinos (Federación Rusa y transcaucásicos) y se realizaron numerosos esfuerzos de muestreo en campo mediante métodos de detección directa (captura de garrapatas) e indirecta (test ELISA para anticuerpos frente a los antígenos salivales de *Ornithodoros* en muestras de cerdos y jabalíes). Hasta la fecha, los resultados no han sido del todo concluyentes excepto en el caso de Cerdeña, donde se ha evidenciado la ausencia de garrapata (*O. erraticus*) en toda la isla (Mur *et al.*, 2016) como ya se afirmaba desde la década de 1970/1980 (Ruii, 1989).

3.2.3) Transmisión

El vPPA se puede transmitir tanto de forma directa como indirecta, así como por la picadura de una garrapata infectada, que actúa como vector de la enfermedad. Aunque en algunos casos se ha constatado la implicación de otros vectores en la transmisión de vPPA, esta ha sido simplemente mecánica (moscas, *Stomoxys calcitrans*). La entrada del virus en el cerdo normalmente ocurre por vía oronasal, o también por vía cutánea, subcutánea, intramuscular e intravenosa debido a la picadura de garrapatas. La transmisión directa se produce a través de todas las secreciones contaminadas de los animales infectados a los susceptibles (secreciones nasales, saliva, heces, orina, exudado conjuntival y genital y heridas), generalmente desde los días 1 a 7 posteriores a la infección, siendo el fluido más importante para su difusión la sangre de los animales infectados (Quintero *et al.*, 1986). La transmisión indirecta se produce a partir de residuos o productos contaminados, por ejemplo alimentación con desechos que contienen carne infectada. A esta última vía de transmisión también se la denomina contaminación ambiental, siendo las más comunes el aire, el agua, el alimento, los vehículos de transporte y los fómites.

En cuanto a la transmisión indirecta, hay que destacar que el vPPA es muy estable en el medio ambiente, dentro de una amplia escala de temperaturas y pH. El virus es estable siempre que el pH del medio se encuentre en un rango de 4 a 10, aunque un incremento o disminución en ese rango lo inactivaría en minutos (EFSA 2010). Respecto a la temperatura, el virus también es muy estable en el medio ambiente, sólo se inactiva cuando se alcanzan los 60°C durante 20 minutos o 56°C durante 70 minutos (OIE, 2014a). Además, el vPPA permanece activo en un gran número de productos cárnicos producidos a partir de cerdos infectados durante largos periodos de tiempo; 300 días en carne contaminada conservada en

refrigeración y hasta 1.000 días si permanece congelada (Adkin *et al.*, 2004). Por tanto, la larga permanencia del virus en tejidos contaminados junto con su gran resistencia en el medio ambiente, son claves para la principal vía de entrada de la PPA en países libres: entrada por residuos de cerdos contaminados transportados en barcos o aviones.

En cuanto a la transmisión por jabalíes infectados, estos pueden transmitir la PPA a los cerdos domésticos bien, a través del contacto directo con cerdos que se crían en libertad (principalmente en sistemas de traspatio), o bien de manera indirecta. Una posible vía de transmisión indirecta es la alimentación de los cerdos domésticos con hierba fresca o cultivos contaminados por vPPA procedentes de jabalíes (Olsevskis *et al.*, 2016). Esto se debe al comportamiento biológico del jabalí, pues tiende a alimentarse en los cultivos cercanos al borde del bosque durante gran parte del año (Thurfjell *et al.*, 2009), pudiendo ser contaminados por individuos infectados.

La PPA suele causar la muerte rápida de la mayor parte de los animales infectados, sin embargo el virus puede sobrevivir en las carcasas de los jabalíes muertos durante mucho tiempo. Incluso puede superar el invierno en los cadáveres congelados o cubiertos por la nieve, manteniéndose como fuente potencial de futuras reinfección para las poblaciones de jabalíes y los jabatos de la primavera siguiente. Por lo que puede existir una alta probabilidad de contactos de jabalíes susceptibles con material infeccioso existente en el medio ambiente (por ejemplo, carcasas infectadas o la sangre o excrementos de un animal infectado), lo que podría dar lugar a una mayor propagación del vPPA entre las poblaciones de jabalíes; especialmente en zonas donde los animales se reúnen, como son las áreas de alimentación (EFSA, 2015). Además, la ausencia de especies carroñeras unido a la escasez de alimentos, especialmente durante los meses de invierno, también posibilita que los jabalíes se infecten de las carcasas contaminadas de sus congéneres cuando escarban en busca de alimento.

En cuanto a la transmisión y mantenimiento de la PPA a través de garrapatas del género *Ornithodoros*, cabe mencionar que el conocimiento sobre la distribución geográfica de estos vectores es muy limitada. Los cerdos son generalmente un huésped accidental de la garrapata. Sin embargo puede existir riesgo de transmisión entre garrapata y cerdo cuando los cerdos utilizan cochiqueras o corrales, donde estos ectoparásitos pueden ocultarse. Esto ha sido demostrado en la epidemia de PPA ocurrida en España (Extremadura) en las explotaciones de cerdo extensivo que utilizaban cochiqueras tradicionales (refugio para los cerdos), donde *O. erraticus* ayudó al mantenimiento y persistencia de la enfermedad. Sin embargo, parece ser que en los países afectados del Este de Europa la función de las garrapatas en la transmisión de la enfermedad no se considera significativa, debido a que el jabalí está desempeñando el rol de mantenimiento de la enfermedad en ausencia de garrapata.

3.2.4) Situación actual de la PPA, tipos de escenarios epidemiológicos y consecuencias socio-económicas.

La PPA fue descrita por primera vez en Kenia en 1921 y las primeras notificaciones se reportaron desde países del este y del sur de África, donde se presume que comenzó a evolucionar el vPPA (Sánchez-Vizcaíno *et al.*, 2012). La PPA se ha extendido posteriormente a otras zonas de África, Europa y América (Tabla 1). En la actualidad, la PPA es endémica en la

mayor parte de África (OIE, 2009), Cerdeña (Italia) y en determinadas zonas de la Federación Rusa, Bielorrusia, Ucrania, Armenia, Azerbaiyán y Georgia (Gogin *et al.*, 2013), las cuales suponen, a través de los movimiento de jabalíes infectados, la principal vía de introducción y dispersión de la PPA a las zonas libres de la enfermedad de la UE.

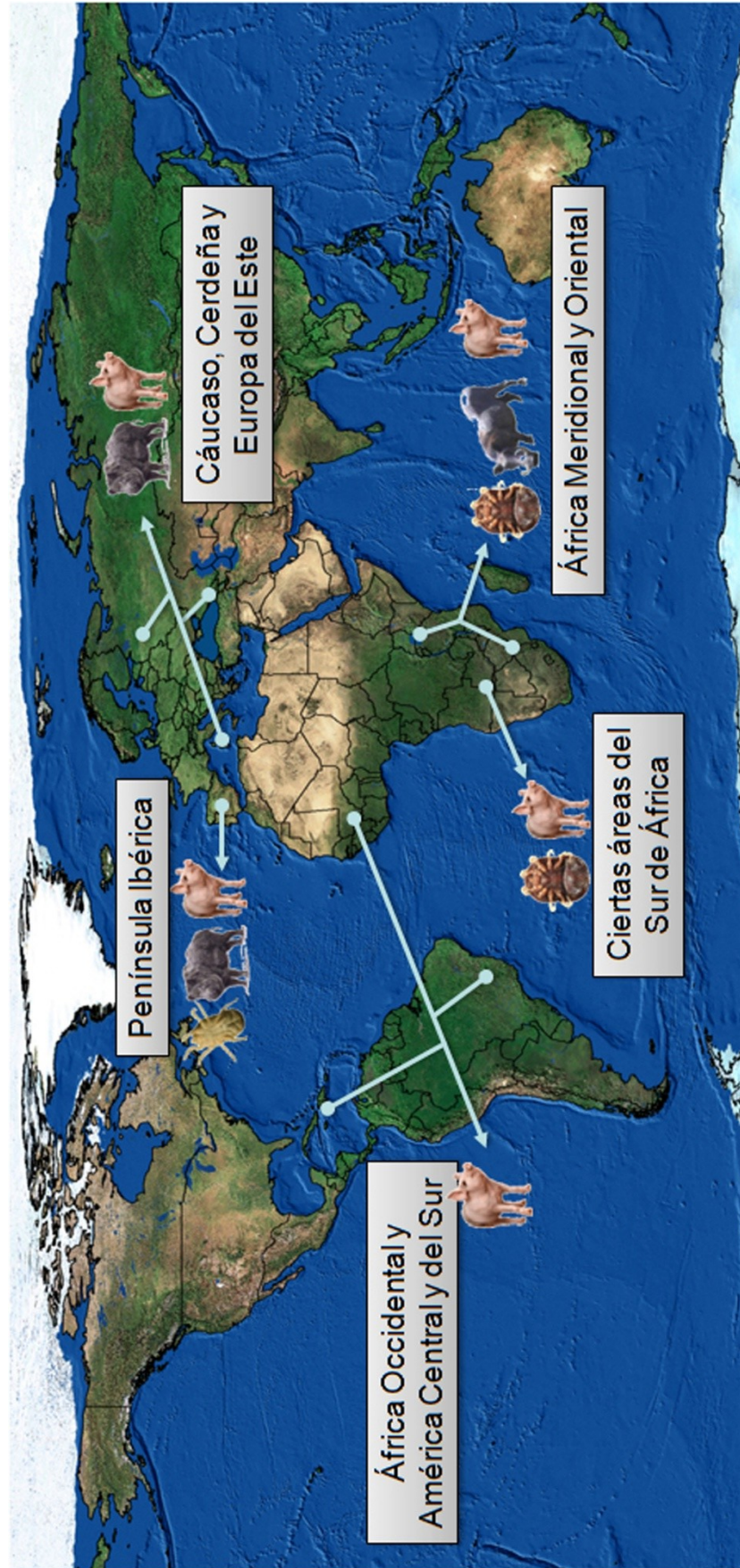
La epidemiología y la ecología de la PPA es muy compleja y varía significativamente entre países, regiones y continentes (Figura 7), ya que depende de la presencia de los distintos hospedadores, domésticos y silvestres, y de sus situaciones inmunológicas, de la presencia de animales recuperados de la infección (portadores), de la presencia del vector biológico (garrapatas del género *Ornithodoros*), de las condiciones ambientales, de las características de patogenicidad de los virus circulantes (mayor o menor virulencia), de la estructura del sector porcino (características de las explotaciones o los sistemas de cría de cerdos) y del comportamiento social humano (Gallardo *et al.*, 2015). Además, dependiendo del área geográfica, los hospedadores no siempre juegan el mismo papel activo en la dispersión y el mantenimiento de la PPA.

Año 1ª detección	África	Eurasia	América
1921	Kenia ^{a, c}		
1957		<i>Portugal^k</i>	
1959	Senegal ^{b, d, e, f}		
1960	Cabo Verde ^c	<i>España^l</i>	
1964		<i>Francia^m</i>	
1967		<i>Italia continentalⁿ</i>	
1971			<i>Cuba^t</i>
1977		<i>Ex Unión Soviética^{c, c'}</i>	
1978		Cerdeña ⁿ , <i>Malta^ñ</i>	<i>Brasil^u, República Dominicana^r</i>
1979			<i>Haití^f</i>
1982	Camerún ^{b, d, e, f}		
1985		<i>Bélgica^o</i>	
1986		<i>Holanda^p</i>	
1994	Mozambique ^g		
1996	Otros países de África Central y Occidental (Costa de Marfil, Gambia, Benín, Togo, Nigeria) ^{b, h}		
1998	Madagascar ⁱ		
2007	Mauricio ^j	Georgia ^q , Armenia, Federación de Rusia ^{r, s} , Irán ^v	
2008-2013		Azerbaiyán, Ucrania, Bielorrusia ^{r, s}	
2014		Lituania, Polonia, Letonia, Estonia ^s	
2016		Moldavia	

Tabla 1: Detección de la PPA por años y países. En cursiva y negrita, los países donde se detectó la enfermedad y posteriormente ha sido erradicada (adaptado de dwhc, 2015). ^aFAO, 2010, ^bEtter *et al.*, 2011, ^cFAO, 2010, ^{c'}Korennoy *et al.*, 2016, ^dFAOUN, 1998, ^ePenrith *et al.*,

2009, ^fYakubu *et al.*, 2010, ^gFAO, 2010, ^hFAOUN, 1998, ⁱRoger *et al.*, 2001, ^jLubisi *et al.*, 2009, ^kBoinas *et al.*, 2011, ^lBech-Nielsen *et al.*, 1995, ^mESFA 2010, ⁿGiammarioli *et al.*, 2011, ^ñWilkinson *et al.*, 1980, ^oBiront *et al.*, 1987, ^pTerpstra y Wensvoort, 1986, ^qRowlands *et al.*, 2008, ^rCostard *et al.*, 2009, ^sOIE, ^tSiméon-Negrin y Frias-Lepoureau, 2002, ^uLyra, 2006, ^vRahimi *et al.*, 2010.

Figura 7: Escenarios epidemiológicos de la PPA, adaptado de dwhc, 2015.



Por ejemplo, en el África subsahariana es común la cría de cerdos criados en libertad y también en Cerdeña, donde comparten tierras comunales con jabalíes. En el Cáucaso la mayoría de las explotaciones de cerdo son de traspatio, y en las zonas de Georgia, Armenia y Azerbaiyán afectadas por la enfermedad, es una práctica habitual compartir las tierras comunales, y la cría de cerdos en libertad ampliamente extendida.

En el caso de la Península Ibérica, los cerdos domésticos y los jabalíes fueron afectados por el vPPA (1957-1995), siendo una de las principales vías de transmisión el contacto directo entre los animales y la ingestión de carne infectada. La garrapata blanda *O. erraticus* también contribuyó a la transmisión de enfermedades en las explotaciones de extensivo de cerdo ibérico 6, favoreciendo el mantenimiento del vPPA en las zonas afectadas durante años.

En África Meridional y Sudoriental, existe un ciclo selvático entre suidos silvestres y las garrapatas, principalmente *O. moubata*. Las garrapatas viven en las madrigueras de estos suidos alimentándose de su sangre y transmitiendo el virus en el proceso. Los suidos adultos (cerdo verrugoso) no desarrollan viremia y no actúan como fuente de infección para las garrapatas. Sin embargo, los cerdos verrugosos jóvenes pueden desarrollar un corto período de viremia sin signos clínicos pero suficiente para poder infectar a las garrapatas. Los jabalíes infectados permanecen asintomáticos toda su vida, pero debido a la ausencia de transmisión entre jabalíes, el mantenimiento de la infección depende exclusivamente de las garrapatas. En este escenario, la transmisión a los cerdos domésticos es causada principalmente por las picaduras ocasionales de las garrapatas infectadas y después de la recirculación entre la población de cerdos domésticos.

En los países de África Occidental la transmisión del virus ocurre principalmente a través del contacto directo, los movimientos de cerdos, fómites contaminados o carne infectada. Las garrapatas blandas no parecen estar involucradas en el mantenimiento de la enfermedad, a pesar de la presencia de dos especies, *O. savignyi* y *O. sonrai*, susceptibles de ser infectadas experimentalmente.

En los países de América del sur y central afectados por la PPA, la enfermedad sólo afectó a los cerdos domésticos. Los jabalíes y las garrapatas blandas no jugaron un papel importante en la epidemiología y la transmisión de la enfermedad, facilitando su erradicación.

En ciertas áreas del sur de África (Malawi, y, probablemente, en la vecina Mozambique y Zambia) la PPA se mantiene dentro de la población de cerdos domésticos y las garrapatas blandas presentes en los corrales de los cerdos.

En el Cáucaso, Cerdeña y Europa del Este el ciclo epidemiológico de la PPA implica principalmente a cerdos domésticos y jabalíes. Aunque las garrapatas del género *Ornithodoros* pueden habitar en algunas zonas locales del Cáucaso y del Este de Europa, no se sabe si juegan un papel importante en el ciclo epidemiológico. En Cerdeña y Europa del Este, la enfermedad se mantiene gracias a la interacción de los cerdos domésticos y jabalíes. Sin embargo, hasta la fecha, las garrapatas del género *Ornithodoros* no se han visto involucradas en la transmisión de la enfermedad en estas zonas.

A partir de 2007, la situación de la enfermedad cambia drásticamente tras los primeros brotes de PPA ocurridos en Georgia. Los estudios moleculares han confirmado la relación entre la secuenciación del aislado del virus de Georgia con las cepas procedentes de África sudoriental, pertenecientes al genotipo II (Rowlands *et al.*, 2008). La mayoría de los brotes han afectado a los cerdos domésticos y han sido causados por las actividades humanas, tales como los movimientos de los animales infectados y sus productos; debidos a la tardía detección de la enfermedad y la limitada capacidad de los servicios veterinarios para controlar el desplazamiento de los cerdos infectados. En contraste, un menor porcentaje de casos de PPA han afectado a jabalíes y, estos suelen haber sido causados por el contacto con los cerdos domésticos.

Desde 2007, la PPA se ha propagado por toda Georgia, afectando a países vecinos como Armenia en agosto de 2007, la Federación Rusa en diciembre del 2007 y Azerbaiyán en enero de 2008. Desde principios de 2008, la PPA se ha expandido hacia el norte de la Federación Rusa, declarando más de 600 brotes desde su introducción (FAO, 2013). En concreto, en la zona norte y sur de la Federación de Rusia, los sistemas y explotaciones de cerdo de baja bioseguridad se han descrito como el principal impulsor de la PPA (Oganesyan *et al.*, 2013, Iglesias *et al.*, 2015, Vergne *et al.*, 2015). De hecho, la alta frecuencia de los brotes entre los cerdos domésticos se ha asociado con una alta densidad de granjas de baja bioseguridad y una alta densidad humana (Zaberezhnyi *et al.*, 2012, Korennoy *et al.*, 2014, Vergne *et al.*, 2015). En las zonas endémicas – Federación de Rusia, Bielorrusia, Ucrania y la región del Cáucaso (Gogin *et al.*, 2013) – el jabalí parece desempeñar un papel secundario en la transmisión de la PPA (Vergne *et al.*, 2015). Sin embargo, el hecho de que este ungulado silvestre pueda transmitir el virus, incluso en ausencia del cerdo doméstico (Iglesias *et al.*, 2015), implica que puedan mantener la infectividad y sostener la circulación del virus entre los jabalíes y cerdos domésticos criados en granjas de baja bioseguridad.

Por tanto, el gran volumen de comercio de animales y productos derivados sin control como la infectividad demostrada en poblaciones silvestres han favorecido el mantenimiento y difusión de la enfermedad hacia países fronterizos con la UE como Ucrania (OIE 2012, 2014) y Bielorrusia (OIE 2013) en donde además la situación epidemiológica puede estar subestimada (EFSA, 2014). Este escenario ha supuesto una gran amenaza para países de la UE debido al movimiento ilegal de productos contaminados y a la presencia de corredores ecológicos de jabalíes presentes en las fronteras con países miembros de la UE como Polonia, Lituania y Rumania. Esto está en consonancia con las evaluaciones de riesgo de introducción de PPA en países de la UE (Costard *et al.*, 2013, de la Torre *et al.*, 2013) que identifican el hábitat idóneo del jabalí como uno de los factores de riesgo más importantes a tener en cuenta.

En enero del 2014, la región oriental de la UE se vio afectada tras la aparición de dos casos aislados de PPA en jabalíes en el este de Lituania, localizados a 5 y 40 km de la frontera con Bielorrusia. Un mes más tarde, en febrero de 2014 se notificaron otros dos casos en jabalíes, pero esta vez en el noroeste de Polonia, situados a 900 y 200 metros de la frontera con Bielorrusia. Gracias a los análisis moleculares y epidemiológicos realizados, se ha demostrado que la introducción del vPPA en la UE se ha asociado al movimiento naturales de jabalíes infectados a través de los corredores existentes entre Bielorrusia (zona endémica) y los países de la UE (Gallardo *et al.*, 2014). Estas múltiples introducciones del vPPA asociadas al

constante movimiento transfronterizo de jabalíes infectados desde las zonas endémicas (Federación de Rusia a través de Bielorrusia a la UE) es una situación que nunca antes se había evidenciado, como demuestra la alta frecuencia de las notificaciones en jabalíes en 2014 en un radio no superior a 13 km de la frontera de la UE. De modo que, para este nuevo escenario es necesario aplicar nuevas y adecuadas estrategias de control para evitar la difusión del virus en poblaciones de jabalíes.

Desde febrero de 2014, la PPA ha continuado su expansión en la región oriental de la UE, afectando a Letonia en junio del 2014 confirmando el primer caso de PPA en el sureste del país tanto en cerdo doméstico como en jabalí; y en Estonia en septiembre del mismo año, en un jabalí encontrado muerto a 6 km de la frontera con Letonia. De hecho, poco más del 95% de los casos de PPA se han reportado en jabalíes (OIE, 2016) y una minoría en cerdos domésticos, ocurriendo la mayoría de los brotes en granjas de baja bioseguridad localizadas en paisajes naturales (EFSA, 2015), hábitats por excelencia del jabalí. Este escenario epidemiológico indica que, a diferencia de las zonas endémicas, el jabalí es un factor clave en la difusión de la PPA, pues se asocia con múltiples introducciones de PPA en la UE desde las zonas endémicas, así como con la dispersión a nivel local dentro de los países de la UE.

Hasta el momento, los brotes en cerdos domésticos se han producido esporádicamente en las explotaciones familiares de traspato, donde han sido erradicadas rápidamente. Aunque en Lituania hasta 2015 se han declarado 235 casos de PPA en poblaciones de jabalíes (National Food and Veterinary Risk Assessment Institute, Lithuania), habría que destacar el foco más importante ocurrido en este país el 24 de junio de 2014, que afectó a una explotación comercial en Lituania (distrito de Ignalina) y, a pesar de la alta bioseguridad 19.411 cerdos fueron sacrificados aplicando las correspondientes medidas sanitarias. El origen del brote ocurrido en esta granja, situada a menos de 22 km de la frontera con Bielorrusia, no se pudo determinar, pero sí permitió establecer la dinámica de la infección del virus perteneciente al genotipo II en este escenario, al obtener en un estudio experimental realizado una idéntica dinámica de infección (pico de infección primaria que originó la muerte de un gran número de cerdos dando lugar a una infección secundaria más evidente en los animales en contacto) (Gallardo, 2014). Durante 2014, los focos de PPA continuaron apareciendo en el mismo condado, dos semanas más tarde en una granja de traspato. En agosto de 2014 se detectaron focos de PPA en cerdos domésticos en tres municipios fronterizos (9 cerdos domésticos fueron positivos a PPA). Aproximadamente se analizaron 25.600 cerdos domésticos en 2015; siendo 27 de ellos positivos a PPA. Durante 2014, aproximadamente se analizaron 16.500 jabalíes; determinándose 25 lugares donde se encontraron 54 jabalíes muertos positivos a PPA y 20 lugares donde fueron cazados, encontrando 22 animales positivos. Durante 2015, aproximadamente se analizaron 13.000 jabalíes encontrándose 140 animales positivos a PPA (Pilevičienė *et al.*, 2016).

En el caso de Polonia y en base a la información disponible, el estado actual de la PPA en la población de jabalí en el Este del país mostró que la dispersión sigue siendo bastante limitada en la zona infectada original y que a nivel local, la enfermedad se está propagando lentamente y de forma continua en las poblaciones silvestres (Podgórski, 2016). Los jabalíes afectados fueron capaces de migrar de 0,5 a 25 km, pero la distancia más frecuente fue inferior a 10 km (Podgórski, datos no publicados). La velocidad de propagación de la PPA en el

jabalí sigue siendo bastante baja (25 km en 2 años o 1,2 km por año) en comparación con otras zonas (Rusia 25 km/mes) y todos los casos detectados (30 en 2014 y 46 en 2015) se han agrupado a lo largo de la frontera con Bielorrusia. Según estudios realizados en estas áreas, la baja propagación de la enfermedad se puede atribuir a varios factores relacionados con la gestión del jabalí (Podgórski, 2016). Sin embargo, en el año 2015 y 2016 se ha producido una expansión de los casos de PPA en jabalíes hacia el sur (distrito Hajnovka) (OIE, 2016), constatando el continuo avance geográfico de la enfermedad a través del país; aunque las razones de esta propagación no se han podido determinar. Además se sospecha que puedan haber nuevas introducciones la enfermedad a través de la frontera con Bielorrusia donde existe un desconocimiento de la situación epidemiológica (GF-TADs, 2015).

Las investigaciones de diagnóstico realizadas en las zonas afectadas de Polonia mostraron que la mayoría de los jabalíes infectados murieron antes de la aparición de la inmunidad con una alta carga viral, a excepción de dos jabalíes cazados que sobrevivieron a la infección inicial y, a pesar de los valores bajos o negativos, permanecieron positivos serológicamente (Podgórski, 2016). Afortunadamente, el virus no ha sido detectado fuera del área restringida determinada por la UE pero aun así sigue representando una seria amenaza sanitaria y económica.

Precisamente, el 23 de agosto de 2016 la aparición de un brote de PPA en cerdos domésticos y un caso en un jabalí en el condado de Saare (Letonia), zona que no estaba hasta ahora bajo medidas de control zoonosanitarias, ha hecho que la Comisión Europea haya ampliado la regionalización a nuevas zonas de Estonia (Figura 8). Aunque lo más preocupante ha sido la confirmación en Polonia de varios focos en cerdos domésticos localizados en un área incluida en una zona tampón de seguridad no considerada afectada (OIE, 2016). Ambos países están llevando a cabo investigaciones epidemiológicas para tratar de esclarecer el origen de la infección. Lejos de disminuir, la situación en 2016 se sigue complicando como demuestra el continuo incremento en la aparición de notificaciones de PPA, fundamentalmente asociado al periodo estival (OIE, 2016). Es por ello que un diagnóstico diferencial de PPA es esencial para evitar la difusión del vPPA (Carmina, 2014).

Las notificaciones de la PPA desde enero de 2005 a septiembre de 2016, tanto en cerdo doméstico como en jabalíes, muestra la gran dispersión que ha tenido la enfermedad en estos últimos once años (Figura 9) (OIE, 2016) y, desde enero de 2016 la enfermedad sigue avanzando cada vez más, abarcando nuevos territorios en las zonas endémicas y en el escenario de la UE (Figura 10). Debido a esta situación, existe una gran preocupación por el riesgo de que la enfermedad pueda propagarse desde las zonas ya afectadas de la UE o desde las zonas endémicas extracomunitarias hacia el interior de la UE. De hecho, los nuevos brotes ocurridos en Ucrania durante los meses de verano de 2016 y recientemente durante el mes de octubre en Moldavia (OIE, 2016) suponen una grave amenaza para los países fronterizos libres de la enfermedad; lo que sugiere que a corto-medio plazo podrían existir nuevas introducciones en países hasta ahora libres de la enfermedad, tanto en el centro como en el sureste de la UE. Hasta la fecha en la UE, se han notificado más de 2000 casos en jabalí y más de 100 brotes en cerdo doméstico (OIE, 2016). Todos los brotes ocurridos en granjas han sido erradicados rápidamente. Sin embargo, hechos como los ocurridos en Polonia en verano de 2016, donde se han notificado 16 nuevos casos en explotaciones porcinas localizadas fuera de

la zona previamente afectada, indican que la PPA sigue representando una seria amenaza para el sector porcino. Si no se aúnan esfuerzos y se emplean medidas sanitarias efectivas, la enfermedad podría incluso llegar a afectar a zonas de alta producción porcina y generar grandes pérdidas económicas.

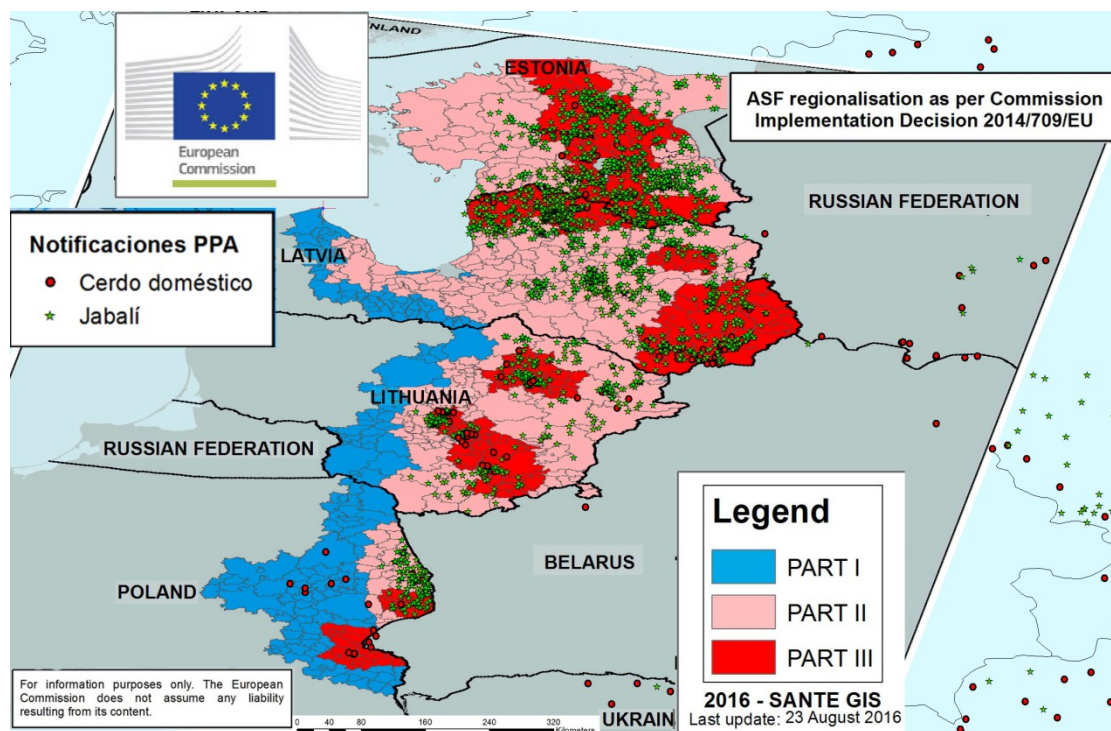


Figura 8: Territorios bajo la restricción de la Comisión Europea actualizado a 23 de agosto de 2016 (CD 2014/709/UE) y notificaciones de PPA en jabalíes y cerdos domésticos (hasta 1 septiembre 2016). Fuente: EC y OIE, elaboración propia.

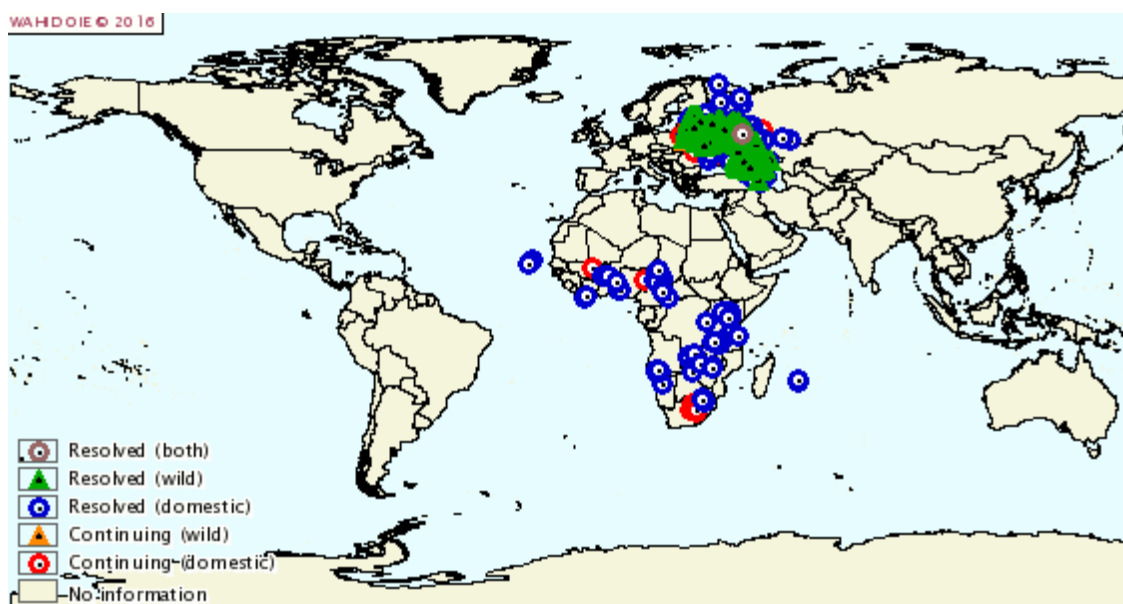


Figura 9: Notificaciones de PPA en cerdo doméstico y jabalí en el mundo desde 2005 hasta el 4 de octubre de 2016. Fuente OIE, 2016.

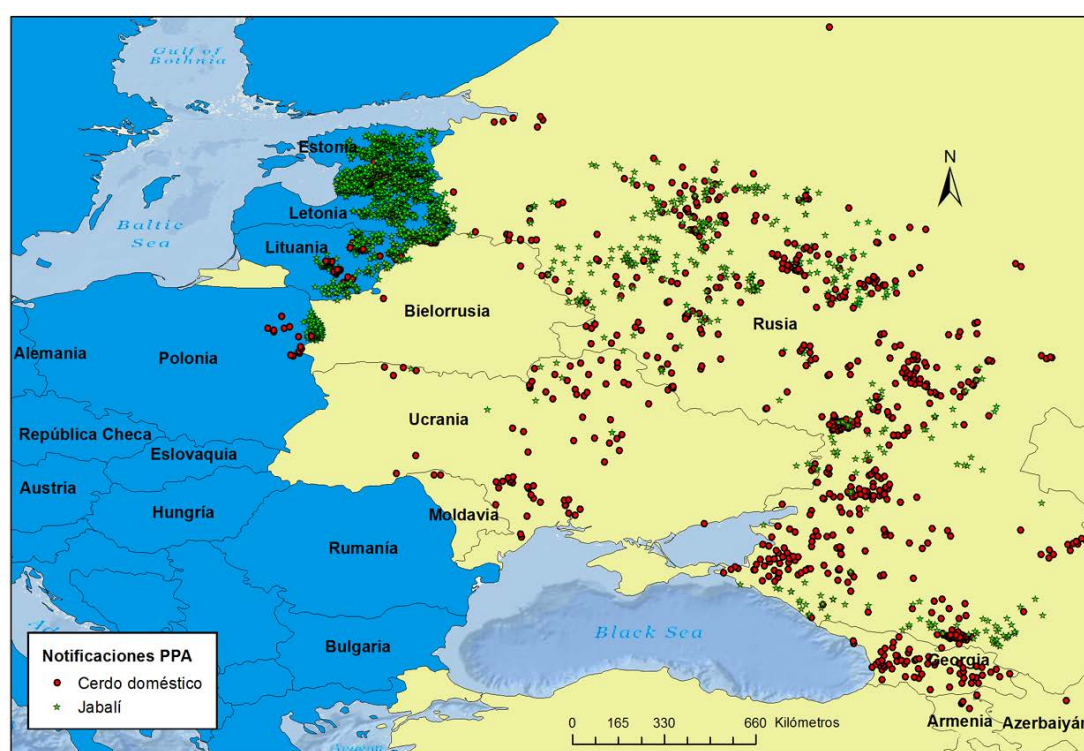


Figura 10: Notificaciones de PPA en cerdo doméstico y jabalí desde enero de 2007 hasta el 4 de octubre de 2016 en países del Este de la UE y el Este de Europa. Fuente OIE, 2016, elaboración propia.

Sin duda, la Unión Europea ha sido la más afectada por el cierre del mercado ruso ya que ha dejado de ser el principal exportador de este tipo de carne y consecuentemente ha reducido la producción esperando que pueda llegar en conjunto a los 22,3 millones de euros,

(USDA). En Ucrania y en Rusia siguen produciéndose casos, tanto en jabalíes como en cerdos domésticos en explotaciones de autoconsumo. En África, desde comienzos del año 2016 hasta el 1 de septiembre se han reportado brotes de PPA en Burundi, Kenia, Mali y África del Sur.

En la actualidad, el mayor riesgo para los países de la UE, es el movimiento de jabalíes infectados, pues es la principal vía de introducción y dispersión de la PPA a las zonas o países libre de la enfermedad de la UE. Del total de casos notificados en jabalíes en la UE desde su entrada en 2014, el 62 % de ellos ocurrieron desde el 1 enero hasta el 1 de septiembre de 2016, indicando que la enfermedad además de ampliar su distribución geográfica, podría volverse endémica en las poblaciones de jabalíes en los países afectados del Este de la UE.

3.3) Herramientas y enfoques para el estudio de la distribución de las especies silvestres.

En la actualidad existen una gran variedad de problemas que actúan a escala global a los que debe enfrentarse la sociedad, entre los que se destacan la destrucción de hábitats, la extinción de especies, la sobreexplotación de los recursos naturales, los impactos potenciales del cambio climático, o la transmisión de enfermedades. Desde hace ya bastantes años se viene observado en la Sanidad Animal la necesidad de conocer espacialmente la distribución y abundancia de las especies silvestres comprometidas con las enfermedades animales. La epidemiología veterinaria debería, a través de un enfoque biológico, integrar las herramientas de la ecología geográfica para la identificación de las áreas potenciales de aparición de una enfermedad (Escobar *et al.*, 2016). En ecología, uno de los pilares fundamentales ha sido el estudio de las relaciones hábitat-especies, estudiadas desde diversos enfoques, como el uso que hacen de los recursos del ecosistema, las combinaciones de varias variables físicas y bióticas fundamentales para la supervivencia y reproducción de los individuos e incluso el área de campeo de especie (MacArthur, 1972, Johnson, 1980, Brown, 1984). Los primeros estudios donde se destacaba la relación hábitat-especie, se remontan a 1800, y en ellos ya se destacaba la importancia de las variables ambientales en los patrones de distribución de los seres vivos (Humboldt y Bonpland, 1807, de Candolle, 1855, Salisbury, 1926, Good, 1953, MacArthur, 1972). A partir de entonces, se comienza a forjar una disciplina que ha marcado las bases de la modelización actual; la Biogeografía, que desde sus inicios trata de determinar los patrones espaciales y temporales de la distribución y abundancia de las especies en el planeta (Brown, 1984, Brown y Gibson 1983, Austin *et al.*, 1990, Lomolino y Heaney, 2004, Lomolino *et al.*, 2010, Whittaker *et al.*, 2005).

Durante la década de los setenta, gracias a la aplicación de los avances tecnológicos a los estudios científicos, surge un área de investigación multidisciplinaria, la Bioinformática (Hogeweg y Hesper 1978), en la cual confluyen varias disciplinas: la biología, la computación y la tecnología de la información. Esta ciencia se define como la aplicación de tecnologías computacionales a la gestión y análisis de datos biológicos (EBI, 2006), analizando los aspectos relacionados con la adquisición, el procesamiento, la distribución, el análisis y la interpretación de la información biológica. En este contexto, la biología molecular sentó las bases de la Bioinformática en las investigaciones de las ciencias de la vida. Gracias al avance desarrollado por los investigadores de genética y proteómica, a la utilización de esta nueva tecnología aplicada y a la gran capacidad de almacenamiento digital, la potencia en el procesamiento de la información y la creación de bases de datos específicas, se alcanzó un nuevo nivel de desarrollo en la investigación. A partir de entonces, este salto cualitativo ha permitido explotar conjuntamente, por medio de computadoras, toda esta nueva forma de capturar, almacenar y distribuir la información biológica (Krishtalka y Humphrey, 2000).

Gracias a las bases que ha sentado la bioinformática, también está evolucionando una disciplina encargada de asimilar el conocimiento tecnológico y aplicarlo a la investigación en las Ciencias de la tierra; la Informática del Medio Ambiente (Environmental Informatics). Dentro de esta, existen distintas áreas de especialización, destacando la Ecoinformática (Ecoinformatics o Ecosystem Informatics), encargada de fusionar la ecología y las tecnologías de la información para definir entidades y procesos naturales de los ecosistemas, desde genes

a redes ecológicas. Como destaca Benito de Pando (2009) en su estudio "Ecoinformática aplicada", este área de trabajo es relativamente reciente, y aunque sigue sin tener una entidad propia en las universidades europeas, si se ha consolidado rápidamente en Estados Unidos y América del Sur; pioneros en su desarrollo. También cabe destacar que una de las áreas más desarrolladas de la Ecoinformática es *"la aplicación de las tecnologías de información a la gestión, exploración algorítmica, análisis e interpretación de grandes cantidades de datos primarios relativos a la vida, particularmente al nivel de especie"* (Soberon y Peterson, 2004). Por tanto, la Ecoinformática tiene un gran potencial para proporcionar respuestas a grandes problemas globales, incluso los relativos a la Sanidad Animal y Salud Pública. Es por ello que la comunidad científica, en general, y la Universidad, en particular, deberían trabajar conjuntamente para hacerla crecer.

Dentro de la Ecoinformática, una de las herramientas más revolucionarias han sido sin duda los Sistemas de Información Geográfica (SIG, acrónimo en inglés GIS) que han permitido el análisis de los patrones espaciales de presencia y ausencia de especies (Franklin 1995, Guisan y Zimmermann 2000, Rushton *et al.* 2004, Foody 2008, Swenson 2008). Estos sistemas están compuestos por un conjunto integrado de medios (hardware, software), métodos informáticos y un equipo humano capaz de capturar, mostrar, almacenar, manipular, transformar, transferir, analizar y modelizar datos geográficos, permitiendo representar los objetos del mundo real en términos de posición, atributos y de las interrelaciones espaciales. El progreso de los SIG ha sido posible no sólo a la evolución de la informática, sino también a la aparición de nuevas fuentes de datos susceptibles de ser utilizadas en el análisis geográfico (especialmente las derivadas de satélites). Desde entonces los SIG se han convertido en un elemento básico en innumerables campos de trabajo en investigación. A partir de 1999, coincidiendo con el uso masivo y generalizado de los SIG y sus elementos constituyentes, se presenta la oportunidad de reproducir espacialmente la distribución y la abundancia de especies silvestres; implicando un avance cualitativo muy significativo para la Ecoinformática.

A su vez, cabe destacar que las variables ambientales son utilizadas para predecir la distribución de las especies silvestres, logrando disminuir la incertidumbre asociada a la falta de datos. Estas variables ambientales definidas como variables predictoras, son consideradas las causantes directas de su distribución y, generalmente, se derivan de modelos digitales de elevaciones o de la interpolación espacial a partir de datos de estaciones climáticas, siendo las más utilizadas debido a su disponibilidad; aunque siempre se deben seleccionar aquellas íntimamente relacionadas con la ecología y la distribución de la especie silvestre. Pueden clasificarse como: gradientes de recursos directamente consumidos (nutrientes, agua, luz), gradientes directos, que son parámetros con importancia fisiológica (temperatura, pH) y gradientes indirectos, relativos a las características físicas del territorio (orientación, elevación, pendiente, geología); gradientes que suelen mostrar una buena correlación con los patrones de distribución de las especies (Guisan *et al.*, 1999, Guisan y Zimmermann, 2000). Aunque, como criterio básico, siempre se deben seleccionar aquellas variables que cumplan simultáneamente tres condiciones: 1) que estén íntimamente relacionadas con la ecología y distribución de la especie silvestre (Hirzel y Lay 2008), como factor limitante o como indicador a través de relaciones indirectas; 2) que exista una variabilidad espacial y estacional significativa en la zona de estudio; 3) y que sean independientes o que presenten escasa correlación entre ellas, facilitando así la interpretación biológica de los resultados (Graham

2003, Muñoz y Felicísimo 2004). Estas variables se suelen incluir en las cartografías de tipos de vegetación (herbáceas, pastos, arbustos o árboles), en base de datos climáticos (temperatura, precipitación, humedad), datos geográficos (elevación del terreno, pendiente), en base de datos biológicos (riqueza de especies de taxones específicos o presencia de especies en determinados lugares) o en su defecto se recurre al criterio de expertos (Ferrier, 2002). El conocimiento experto es comúnmente utilizado para generar y evaluar hipótesis, diseño de muestra, modelos de desarrollo, y la interpretación de los resultados (Fazey *et al.*, 2005). Además, puede ser el resultado de la formación, la investigación o la experiencia y la observación personal (Burgman *et al.*, 2011) y constituye una fuente de información donde los datos empíricos son escasos o inasequibles. La necesidad de caracterizar interacciones dinámicas y complejas entre una especie y su ecosistema, los recursos limitados para recoger nuevos datos empíricos, y la urgencia de la toma de decisiones, tanto en temas de conservación (Sutherland, 2006, Kuhnert *et al.*, 2010, Martin *et al.*, 2012) como en la Sanidad Animal (Der Fels-Klerx *et al.*, 2002, Aune, 2008), son la principal razón para la incorporación del conocimiento de los expertos en los distintos campos multidisciplinares de la ciencia y, en particular en la modelización de hábitats de especies silvestres (Yamada *et al.*, 2003).

En sentido general, el hábitat es un área con la combinación de recursos (alimento y refugio), principalmente asociado a la cobertura vegetal, y condiciones ambientales (temperatura, precipitación, depredadores y competidores) óptimas que permita la supervivencia y reproducción de una especie silvestre (Morrison *et al.*, 1992). El hábitat de alta calidad puede ser definido como aquellas áreas que presentan las condiciones necesarias para incrementar la adecuación de los individuos de una población, durante períodos prolongados de tiempo (Morrison *et al.*, 1992). El término cobertura para la fauna silvestre se refiere a cualquier estructura física o biológica que proveen los suficientes nutrientes para el individuo (produciendo suficiente descendencia), como la protección o refugio contra las condiciones del clima o ante depredadores (Tessaro, SG). Los modelos de hábitat están generalmente basados en la correlación de un número de animales a alguna estructura o estructuras del ambiente biótico y abiótico. Por lo que el principal objetivo de estos modelos es desarrollar predicciones adecuadas de la presencia, abundancia o densidad de la especie basada en estructuras ambientales.

Un modelo es una representación simplificada de la realidad, en la que aparecen algunas de sus propiedades y atributos (Joly, 1988). Es decir, una herramienta que ayuda a afrontar una complejidad adaptada a nuestros conocimientos, recursos intelectuales, disponibilidad de información y a nuestras herramientas de procesamiento y análisis de datos. Por tanto, los modelos que se desarrollan para predecir la distribución de especies son, esencialmente, un proceso de clasificación (Guisan y Zimmermann 2000) el cual asocia un valor numérico para cada punto del terreno. Dicho valor representa, directa o indirectamente, la idoneidad de un espacio geográfico para la presencia de una especie en función de las variables utilizadas en la modelización. Así mismo, los modelos desarrollados para predecir distribuciones de especies silvestres han emergido y se han multiplicado al coincidir los avances en la geografía física, en los estudios ecológicos sobre el territorio, en la estadística (técnicas y herramientas informáticas) y el desarrollo de la tecnológica (satélites de teledetección, sensores de medición). Existen numerosas clasificaciones de modelos atendiendo a sus características estructurales (la variación o adaptabilidad de los modelos en

el tiempo, el grado de intervención de factores aleatorios o la forma o grado de abstracción de los modelos, etc.). Según estas características destacamos principalmente, por un lado los modelos determinísticos o estocásticos y por otro los modelos estáticos y dinámicos. La diferencia entre los modelos estáticos y dinámicos es que en los primeros se representan objetos interpretando la realidad en un instante concreto; en cambio, los modelos dinámicos se representan procesos que relacionan objetos entre sí simulando los mecanismos de cambio en una sucesión temporal. Sin embargo, conviene destacar los modelos determinísticos o estocásticos, que son los que han sido utilizados para el desarrollo de esta tesis. Un modelo determinístico es un modelo matemático donde las mismas entradas o condiciones iniciales (datos conocidos con certeza) producirán invariablemente las mismas salidas o resultados, no contemplándose la existencia del azar ni el principio de incertidumbre en el proceso. Por el contrario, en los modelos estocásticos, también conocidos como modelos probabilísticos (algún dato no se conoce con certeza), al menos una variable es tomada como un dato al azar y las relaciones entre variables se estiman por medio de funciones probabilísticas, incorporando así la incertidumbre. Estos modelos son muy utilizados en investigaciones científicas.

En función del tipo de variable ambiental que se utilice para desarrollar la distribución de la especie y la capacidad de interpretación ecológica y complejidad del modelo determinístico o estocástico, podemos distinguir principalmente: modelos de hábitat idóneo y modelos de distribución de especies (MDS) o de nicho ecológico. Fundamentalmente los MDS son estimados por funciones de probabilidad. Aunque en la bibliografía científica estos modelos se han denominado de diferentes formas, la principal diferencia se encuentra en la interpretación ecológica generada por los diferentes autores. Por ejemplo, muchos autores consideran que estamos generando modelos de hábitat idóneo, que representan la distribución potencial de la especie (espacio donde podría estar presente la especie en función de sus características ambientales) (Felicísimo *et al.*, 2005). Bajo esta definición, se han producido muchos modelos de hábitat idóneo para muchas especies (Özesmi y Mitsch, 1997, Roseberry y Sudkamp, 1998, Gerrard *et al.*, 2001, Store y Kangas, 2001, Belongie, 2008, Tellería *et al.*, 2012) o de abundancia (Elmberg y Edenius, 1999, Radeloff *et al.*, 1999, Whigham, 2000). Otros autores se inclinan por definirlos como modelos del hábitat potencial, pues son estimaciones descriptivas de la asociación entre los organismos y los factores ambientales del hábitat de una determinada especie (Kearney 2006). Otros autores prefieren emplear el término modelo del nicho ecológico (Pulliam 2000, Vetaas 2002, Araújo y Guisan 2006), que sería la combinación de condiciones ecológicas que la especie objeto puede tolerar (Grinnell 1917). Cuando además de este espacio multidimensional se tienen en cuenta las interacciones con otras especies como la competencia intra e interespecífica, se definirá como distribución real o nicho real (Hutchinson 1957); incluyendo tanto las áreas de presencia como de ausencia de la especie (Hutchinson 1958). Sin embargo, actualmente el término más frecuente utilizado es el de Modelos de Distribución de Especies (MDE, acrónimo en inglés SDM, Species Distribution Models), un término semántico más flexible para englobar el conjunto de modelos, independientemente de su complejidad, variables ambientales o algoritmo seleccionado para su desarrollo (Mateo *et al.*, 2011). Es por ello que dediquemos un apartado específico a los MDE, ya que son las modernas herramientas fundamentales de la Ecoinformática, diseñadas para calcular la distribución geográfica potencial de las especies a partir de registros de presencia y variables ambientales (topografía, clima, usos del suelo, etc.).

Un MDE es una construcción numérica que define en el espacio ecológico las relaciones que existen entre la presencia de la especie y los valores de variables ambientales con influencia en su distribución (Benito de Pando, 2009, Elith y Leathwick 2009). En concreto, consisten en buscar una relación estadística o matemática entre los datos disponibles sobre la distribución de una especie y diferentes variables que describen condiciones ambientales, extrapolando esta relación al resto de área de estudio (Guisan y Zimmermann, 2000). Por tanto, indican la idoneidad del hábitat para el desarrollo de poblaciones de una especie concreta o de una comunidad (Ferrier y Guisan, 2006), calculada a partir de observaciones de campo y una serie de variables ambientales que actúan como predictores. Como vimos anteriormente, un modelo es una idealización de la realidad a la que se llega mediante un proceso. En el caso de los MDE existen principalmente cuatro elementos a destacar: registros de presencia de la especie a modelar, variables ambientales almacenadas como mapas digitales, un algoritmo que analiza la relación entre ambas entradas y la representación geográfica del resultado en forma de mapa. Aunque aparentemente parezca simple su construcción, esconde una gran complejidad en cada paso de desarrollo del modelo. Por ejemplo, los puntos de presencia pueden proceder de distintas fuentes con distintos grados de precisión en su georeferenciación. Las variables ambientales se pueden representar a distinta resolución y extensión, y siempre tienen que guardar una relación con la precisión en los registros de presencia. Además, existen una gran variedad de algoritmos con distintas lógicas internas que proporcionan resultados diferentes. Por otra parte, cada parte del proceso necesita herramientas diferentes (programas informáticos, paquetes de software y hardware apropiados), que no siempre están integradas, obligando al investigador a tener cierta destreza con la tecnología informática.

Estos modelos han sido ampliamente empleados para comprender la relación entre las especies y su ambiente biótico y abiótico; basándose en las observaciones para probar las hipótesis ecológicas y biogeográficas sobre su distribución y rangos. Incluso también se han utilizado para predecir la ocurrencia de especies, ya sea en determinadas ubicaciones donde los datos de muestreo o encuestas son inexistentes o casi imposible de obtener (Franklin, 2013). Por tanto, los MDE son modelos no subjetivos que mediante el empleo de herramientas estadísticas predicen lo adecuada que es un área para el desarrollo de una determinada especie en relación a las condiciones ambientales (clima, coberturas vegetales, topografía, etc.). Aunque las estrategias para la elaboración y la evaluación deben de ser apropiadas para la aplicación final del modelo, no existen normas establecidas al respecto (Araújo *et al.*, 2006). Sin embargo, cinco son los pasos fundamentales para la correcta construcción de un modelo predictivo: el concepto sobre el que se desarrolla el modelo, la formulación matemática del mismo, la calibración y entrenamiento, la obtención de las predicciones, y la evaluación de su capacidad predictiva (Figura 11).

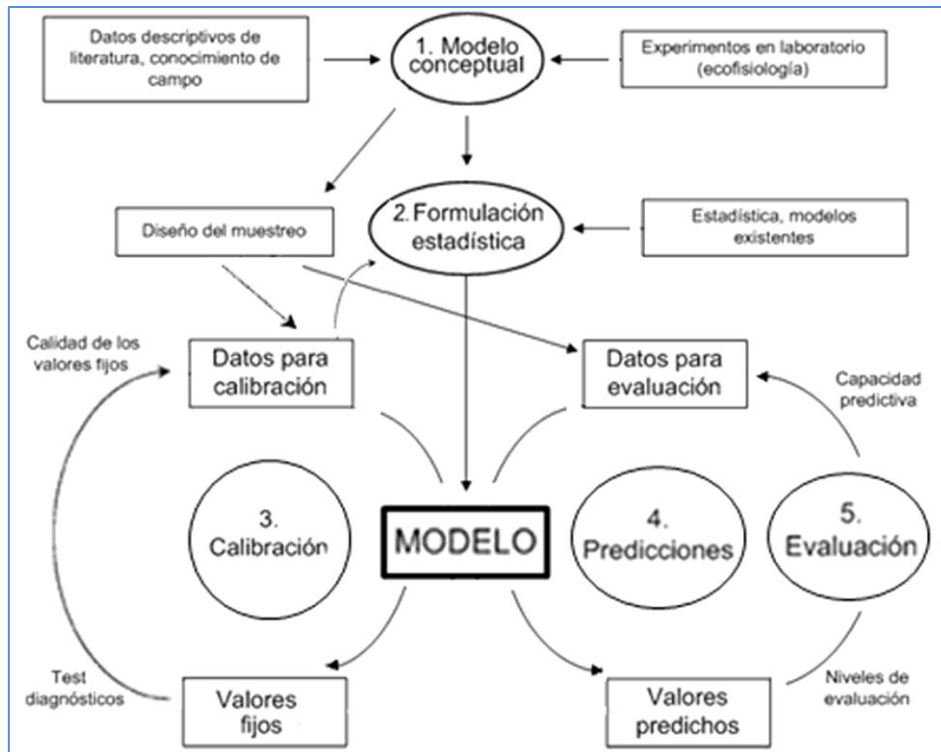


Figura 11: Visión general de los sucesivos pasos (de 1 a 5) para construir un modelo de distribución de especies cuando se disponen de dos conjuntos de datos; una para fijar el modelo y otra para evaluarlo. La validación se puede abordar de dos maneras diferentes: usando los mismos datos con los que se ha construido el modelo mediante procedimientos como bootstrap, validación cruzada (del inglés cross-validation) o Jack-knife, o usando datos independientes y comparando los valores predichos por el modelo con ellos usando medidas independientes del umbral como la aproximación ROC (del inglés receiver operating characteristic). Figura adaptada de Guisan y Zimmermann (2000), elaboración propia.

A partir del año 2000, los MDE han experimentado un crecimiento exponencial (Fig. 12) generando una gran variedad de técnicas de modelado (Guisan y Zimmermann 2000, Ferrier *et al.*, 2002) que aún sigue en desarrollo y expansión produciendo nuevos métodos y estrategias para el diseño de algoritmos y para el tratamiento e interpretación de los resultados (Wilson *et al.*, 2005, Elith *et al.*, 2006, Ferrier y Guisan 2006, Mateo, 2008, Mateo *et al.*, 2011). Esta gran oferta de herramientas es una ventaja operativa, pero sin embargo, obliga al investigador a realizar un esfuerzo para seleccionar el más adecuado para su caso de estudio. Muchos ejemplos publicados indican que los modelos de distribución de especies pueden caracterizar el hábitat de la especie a un nivel satisfactorio cuando los datos sobre la presencia de las especies están bien estudiados (sin sesgos y con un esfuerzo de muestreo definido) y cuando las variables ambientales relevantes para la especie se analizan con un algoritmo bien especificado. En cambio, los modelos que han sido entrenados con datos insuficientes o inadecuados sobre la observación de las especies o variables ambientales explicativas no relacionadas con la ecología de la especie, pueden generar resultados ambiguos o contradictorios (Elith y Leathwick, 2009). Un conjunto de datos adecuados para una especie consiste en registros que describan la ocurrencia conocida (presencia de la especie), así como registros en los que la especie no es observada (ausencia de la especie).

Datos de radiotelemetría sobre los movimientos de la fauna recogidos en estudios de campo suelen utilizarse en los modelos MDE, sin embargo aún hoy en día su disponibilidad se restringe a zonas concretas. También los registros de presencia de museos de historia natural o de inventarios de fauna recopilados en forma digital (Soberon y Peterson, 2004), más abundantes, se utilizan a menudo, pero sin la posibilidad de cuantificar el esfuerzo de muestreo realizado y, en la mayoría de las ocasiones carecen de información sobre los datos de ausencias.

Haciendo un resumen de las técnicas más utilizadas, se pueden distinguir cuatro grandes familias de técnicas de modelación de la distribución geográfica de las especies: las relacionadas a modelos estadísticos de regresiones (la Regresión logística, Modelos Lineales Generalizados (GLM), Modelos Aditivos Generalizados (GAM)) (Guisan *et al.*, 2002), los métodos de Clasificación o Árboles de Clasificación (Random Forest (RF), Boosted regression trees (BRT)), los métodos de "sobre" Envoltas Bioclimáticas (BIOCLIM) o Ecological Niche Factor Analysis (ENFA) y aquellos basados en algoritmos específicos como Genetic Algorithm for Rule-set Prediction (GARP) o Máxima Entropía (MaxEnt). Además, se puede incluir como un nuevo enfoque los programas que utilizan ensambles de técnicas para obtener modelos de consenso, buscando disminuir los sesgos y limitaciones propias del uso en forma individual de las técnicas estadísticas mencionadas. En la tabla 2 se resumen las principales técnicas, los programas que las aplican y su rendimiento en las principales evaluaciones que se han realizado. La mayoría de los modelos y técnicas anteriormente nombradas, utilizan como datos de entrada tanto registros de presencia como de ausencia de las especies. Sin embargo, se han desarrollado métodos en los que sólo se requieren datos de presencia debido a que a día de hoy no existen datos de ausencias para la mayoría de especies (Graham *et al.*, 2004, Mateo *et al.*, 2010). Los métodos que se basan únicamente en presencias son principalmente Bioclim, Domain, ENFA, GARP (Stockwell, 1999) y MaxEnt (Phillips *et al.*, 2006, Phillips y Dudík, 2008). Estos modelos en lugar de datos de ausencia de la especie requieren datos de pseudo-ausencia o de fondo (background) representando generalmente la distribución potencial de la especie, mientras que los basados en presencia-ausencia indican de modo más aproximado la distribución del nicho ecológico real (Zaniewski *et al.*, 2002). En este contexto, cabe destacar el software MaxEnt (Phillips *et al.*, 2004, 2006, 2008, Phillips y Dudík, 2008) que es un método de inteligencia artificial que aplica el principio de máxima entropía para calcular la distribución geográfica más probable para una especie cuando sólo se cuenta con registros de presencias. Su funcionamiento es parecido a GLM y GAM, solo que para ajustar la ecuación utiliza un método de inteligencia artificial que no asume ninguna distribución predeterminada para los datos. Para ello, estima la probabilidad de ocurrencia de la especie buscando la distribución de máxima entropía (lo más uniforme posible) sujeta a la condición de que el valor esperado de cada variable ambiental, según esta distribución, coincide con su media empírica. Es decir, de entre todas las ecuaciones posibles para describir el sistema, el algoritmo MaxEnt selecciona la más uniforme (la que tiene máxima entropía). El resultado del modelo expresa el valor de idoneidad del hábitat para la especie como una función de las variables ambientales. Un valor alto de la función de distribución en una celda determinada indica que ésta presenta condiciones muy favorables para la presencia de la especie.

A pesar de las críticas que reciben los trabajos que emplean únicamente datos de presencia (Peterson *et al.*, 2007), el uso de MaxEnt se ha masificado en los últimos años,

siendo utilizado en prácticamente todas las aplicaciones de modelos de distribución (Baldwin, 2009). Además, ha sido aplicado en diferentes campos de la ciencia demostrando utilidad (Thuiller *et al.*, 2005, Deblauwe *et al.*, 2008, Riordan y Rundel, 2009) y validado en diversos estudios del modelado de la distribución geográfica de las especies y de ecosistemas (Elith *et al.*, 2006, Hijmans y Graham, 2006, Benito de Pando y Peñas de Giles, 2007); siendo citado en más de 6.103 artículos científicos hasta marzo de 2016 (Google Scholar). Incluso ha sido utilizado en los estudios de distribución de enfermedades tropicales como la *leishmaniasis*, frente a potenciales cambios en el clima (González *et al.*, 2010); en estudios epidemiológicos para estimar la distribución del hábitat idóneo del vector de la Enfermedad de Chagas en Ecuador (Cajo, *et al.*, 2016); o la distribución de otros vectores biológicos transmisores de enfermedades como la garrapata *Amblyomma americanum* en Kansas (Estados Unidos) (Raghavan, 2016).

Técnicas (MDE)	Nombre completo	Referencias	Estudios comparativos								
			A	B	C	D	E	F	G	H	I
ANN	Artificial Neural Networks	Lek <i>et al.</i> , (1996)					+				
BIOCLIM	Bioclimatic Envelope Algorithm	Busby (1991)	-	-				±	±		
BRT	Bosting Regression Tree	Friedman (2001)	+			+					
CART	Classification and Regression Trees	Vayssieres <i>et al.</i> , (2000)			-	-	±				
ENFA	Ecological Niche Factor Analysis	Hitzel <i>et al.</i> , (2002)					-	-	±		
GAM	Generalized Additive Models	Hastie y Tibshirani (1990)	±	+	+		±				
GARP	Genetic Algorithm for Rule-set Production	Stockwell y Peters (1999)	±		-		+		±	±	
GDM	Generalized dissimilarity Modeling	Ferrier <i>et al.</i> , (2007)									
GLM	Generalized Linear Models	McCullagh y Nelder (1989)	±		+		±				
MARS	Multivariate Adaptive Regression Splines	Friedman (1991)	±			-					
MaxEnt	Maximun Entrophy	Phillips <i>et al.</i> , (2006)	+	+					+	±	+
RF	Random Forest	Breiman (2001)				+					
DOMAIN	Ecological distances (metric Gower)	Carpenter <i>et al.</i> , 1993	±	±					+		

Tabla 2: Comparación de algunas de las principales técnicas para la generación de modelos de distribución. Fuente: Modificado de Van Strien (2008), elaboración propia. Referencias para los estudios comparativos: A = Elith *et al.*, (2006), B = Hijmans y Graham (2006), C = Meynard y Quinn (2007), D = Prasad *et al.*, (2006), E = Segurado y Araujo (2004), F = Tsoar *et al.*, (2007), G= Benito de Pando y Peñas de Giles (2007), H= Peterson *et al.*, (2007), I= Radosavljevic *et al.*, (2014). La evaluación de las técnicas es indicada como: - (mal), ± (promedio) o + (buena).

Fuente: adaptado de Pliscoff y Fuentes-Castillo (2011), elaboración propia.

Como ya hemos indicado anteriormente, desde la década de los 90, con el uso masivo de los SIG y los avances tecnológicos, especialmente las plataformas de teledetección (satélites y sensores multiespectrales) están cambiando el modo en el que la información del medio ambiente se captura, almacena y distribuye (Krishtalka y Humphrey, 2000). Esto ha permitido generar y cuantificar de manera informatizada los datos sobre las variables ambientales básicas para alimentar y enriquecer los MDE. Dos de las bases de datos ambientales más utilizadas son los conjuntos de datos proporcionados por la Unidad de Investigación del Clima (CRU) y Worldclim, disponibles a escala mundial. La mayor disponibilidad y manejo de grandes bases de datos y el desarrollo técnicas estadísticas aplicadas ha permitido el desarrollo nuevas herramientas en el análisis de los patrones espaciales de las especies para proyectar en el espacio ecológico y geográfico; los modelos de nicho (Franklin 1995, Guisan y Zimmermann 2000, Rushton *et al.*, 2004, Foody 2008, Swenson 2008). De esta forma comienzan a surgir las distintas aproximaciones estadísticas y programas computacionales que permiten determinar la distribución espacial de las especies, basándose en datos de presencia/ausencia (Guisan y Zimmermann, 2000, Guisan y Thuiller, 2005, Elith y Leathwick, 2009) o sólo presencia (Stockwell, 1999, Phillips *et al.*, 2006, Elith *et al.*, 2011).

Los MDE han dado un salto muy importante en las estimaciones espaciales realizadas gracias al empleo de variables ambientales, con el objeto de representar el nicho ecológico de una especie. A día de hoy existe una gran cantidad de procedimientos y metodologías para el desarrollo de MDE. Prueba de ello es que según Brotons (2014) durante el año 2010 se han publicado en la literatura ecológica más de 350 artículos sobre MDE, con casi 10 000 citas (Fig 12).

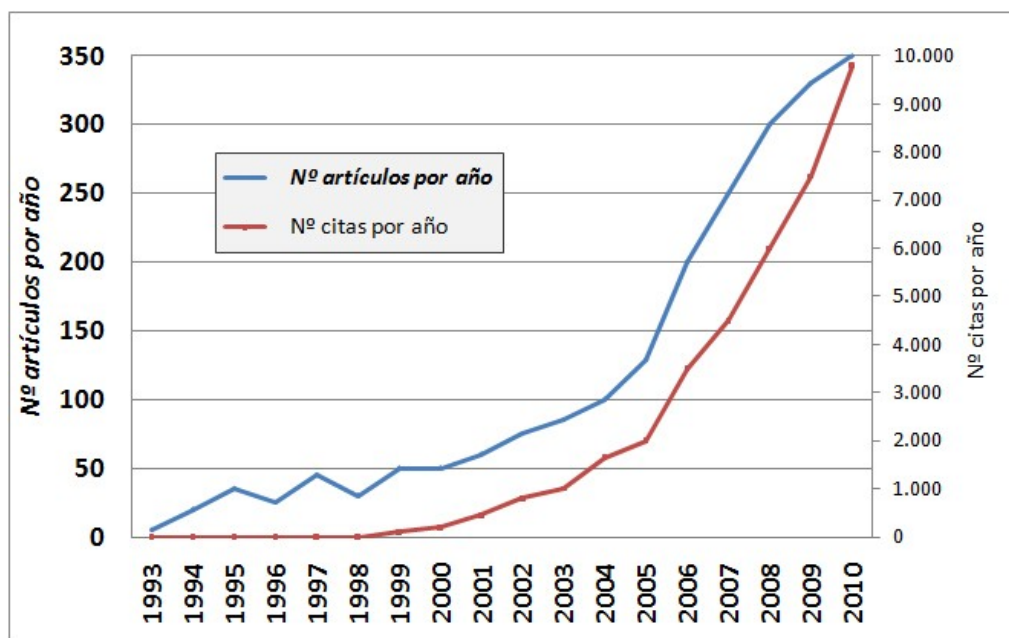


Figura 12: Evolución de los artículos publicados y las citas sobre los modelos de distribución de especies. Fuente: Brotons (2014), elaboración propia.

Este auge en el desarrollo de modelos lo que ha generado es una infinidad de posibilidades, las cuales generalmente según se ha podido comprobar, no están normalizadas creando una discrepancia en la comunidad científica con discusiones muy activas sin que haya un consenso de que hay que utilizar, cuando utilizarlo y como utilizarlo. Más allá, la validación o evaluación de estos modelos es otro problema complejo añadido que indica hasta qué punto pueden resultar inservibles muchos de ellos. Actualmente se está generando un estado de opinión que consiste en frenar este acelerado desarrollo, y detenerse para marcar pautas en los procedimientos de desarrollo de modelos para medir errores, disminuirlos, evaluarlos y permitir la comparación entre ellos, además de analizar las limitaciones conocidas de estos MDE.

Ante tal avalancha metodológica y de base de datos ambientales disponibles surge la pregunta de: ¿Qué debemos utilizar? El Objetivo del estudio va a ser fundamental para contestar esta pregunta, así como para determinar: las bases de datos que cimentarán el modelo, las variables que tendrán que seleccionarse de acuerdo a su significado biológico, el modelo y su desarrollo metodológico (más complejo o más sencillo) que permita conseguir la interpretación que requerimos. De esta forma, dentro de un contexto definido, seremos capaces de extraer el máximo conocimiento a partir de los datos (Zins, 2007). Si nuestro objetivo tiene que ver con el desarrollo de modelos de especies silvestres comprometidas con enfermedades ganaderas, es crucial que estos tres eslabones sean seleccionados minuciosamente para que con su aplicación se pueda garantizar la toma de decisiones en Sanidad Animal.

4) JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS

4) JUSTIFICACIÓN Y OBJETIVOS

Las especies silvestres juegan un papel importante como reservorio y hospedador de muchas enfermedades infecciosas que generan gran impacto en la Sanidad Animal y en la salud pública. Por ello, es fundamental conocer el rol de la fauna silvestre en la transmisión y mantenimiento de enfermedades compartidas con los animales domésticos. En la actualidad, para desarrollar abordajes epidemiológicos interdisciplinarios y analizar las interacciones en la interfaz vida silvestre-ganado, la Sanidad Animal requiere del conocimiento de la distribución de las especies silvestres. Sin embargo, debido a que su cuantificación mediante el uso de técnicas de censo es prácticamente imposible para estudios a gran escala, la técnica del modelado debe utilizarse para estimar sus distribuciones y abundancias. Por tanto, estas estimaciones se deben incluir como eslabones esenciales para el diseño de los planes de prevención, vigilancia y control de enfermedades compartidas con el ganado doméstico.

Objetivo general.

En esta tesis se han desarrollado y evaluado diferentes modelos sobre la distribución y abundancia del jabalí para su aplicación como herramienta cartográfica en la gestión sanitaria de la PPA en la UE y en Eurasia. Estos modelos permitirán evaluar el riesgo de introducción del vPPA en países libres de la UE a través del jabalí y, mejorar los planes de prevención, vigilancia, control y detección temprana de la PPA; identificando tanto los escenarios de riesgo de transmisión en la interfaz cerdo-jabalí en Eurasia, como potenciales rutas de introducción o difusión de la PPA a través de corredores de paso asociados al jabalí.

Los **objetivos concretos** de esta tesis son:

1. Desarrollo y evaluación de modelos de distribución del jabalí a nivel nacional y su escalado a la Unión Europea y Eurasia.
 - 1.1. Desarrollo de un modelo analítico determinista de la distribución, abundancia y densidad del jabalí en la Península Ibérica.
 - 1.2. Desarrollo de un modelo probabilístico o estocástico para predecir la distribución, la probabilidad de ocurrencia del jabalí en España y las variables ambientales predictivas más importantes.
 - 1.3. Escalado del modelo analítico determinista para la Unión Europea (distribución y hábitat idóneo del jabalí).
 - 1.4. Escalado del modelo analítico determinista en Eurasia (distribución y calidad del hábitat del jabalí).
2. Aplicación de los modelos biológicos de hábitat idóneo y de calidad de hábitat del jabalí en la Sanidad Animal: el caso de la PPA.
 - 2.1. Evaluación del riesgo de introducción de la PPA en la UE por jabalí.
 - 2.2. Identificación de escenarios de riesgo de transmisión de la PPA

5) PUBLICACIONES

OBJETIVO 1: Desarrollo y evaluación de modelos de distribución del jabalí a nivel nacional y su escalado a la Unión Europea y Eurasia

Objetivo 1.1: Desarrollo de un modelo analítico determinista de la distribución, abundancia y densidad del jabalí en la Península Ibérica.

Durante los últimos 30 años, la mayoría de los estudios han demostrado que las poblaciones de jabalí (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758) en la Península Ibérica al igual que en muchas áreas de Europa occidental están aumentando alarmantemente. Este aumento poblacional y su capacidad para colonizar una gran variedad de ecosistemas ha dado lugar a diferentes tipos de conflictos entre los que se encuentra la seria amenaza que supone para la Sanidad Animal. El jabalí puede actuar como hospedador y reservorio de muchas enfermedades porcinas que comparte con el cerdo doméstico, como la Peste Porcina Africana (PPA) de gran relevancia sanitario-económica. En la Península Ibérica, el jabalí comparte un mismo hábitat y recurso trófico con las explotaciones de extensivo de cerdo ibérico, existiendo áreas de contacto entre ambas poblaciones, y por tanto aumentando el riesgo de transmisión de enfermedades. Por tanto, para el diseño de los distintos programas sanitarios que tienen por objeto la vigilancia y control de enfermedades compartidas, es esencial conocer la distribución y abundancia del jabalí, un hueco y vacío importante de información hasta la fecha en la que se inicia el estudio. Por todo ello, es indispensable disponer de una herramienta cartográfica sobre la distribución del jabalí para su aplicación a la gestión sanitaria en los planes de vigilancia y el control de enfermedades. Actualmente los avances tecnológicos y los datos geográfico-ambientales nos ofrecen una buena base para estos desarrollos.

Se realizó un estudio estadístico para determinar el número de jabalíes a través de las series temporales de las bolsas caza por provincia en la Península Ibérica, para conocer los patrones de movimiento espacio-temporales del jabalí, y los recursos vegetales como alimento y/o refugio que podrían estar asociados a la presencia de la especie. Un modelo analítico determinístico permitió estimar y mapear la distribución, los hábitats idóneos y la densidad del jabalí en la Península Ibérica. Se identificaron como hábitats más idóneos los bosques de frondosas, los bosques de coníferas, los bosques mixtos, las zonas de transición entre bosque y matorrales, y las zonas agroforestales. La densidad media de jabalíes en España fue de 0.4 por km² (min 0.02 -max 2.2), 0.13/km² (min 0.00048 -max 1.9) en Portugal y de 0.31/km² para toda la Península Ibérica.

Además, la base metodológica desarrollada en la Península Ibérica, basada en la cobertura vegetal estandarizada del jabalí, fue transferida a Bulgaria, estimando la distribución de los hábitats idóneos, tanto en el Bulgaria como entre las fronteras de países vecinos. En este estudio se obtuvo una correlación entre la distancia inversa de la presencia del jabalí y los hábitats idóneos; y entre el hábitat de máxima idoneidad y el número de jabalíes por región búlgara. Por último, el análisis del hábitat idóneo entre fronteras resaltó la mayor importancia para el paso de jabalí entre Bulgaria y Macedonia, con 148 km de frontera y 12,34% de su superficie de hábitat idóneo.

Artículos científicos

- **Incluidos en la tesis:**

- I. Bosch, J., Peris, S., Fonseca, C., Martínez, M., De La Torre, A., Iglesias, I., Muñoz, MJ., 2012. **Distribution, abundance and density of the wild boar on the Iberian Peninsula, based on the CORINE program and hunting statistics.** Folia zoologica, 61(2), 138-151

- **Relacionados con la tesis:**

Bosch, J., De La Torre, A., Alexandrov, T., Iglesias, I., Miteva, A., Munoz, MJ., 2014. **Can habitat suitability predict the presence of wild boar? Suitable land uses vs. georeferenced data in Bulgaria.** Folia Zoologica, 63(3), 194-205

- **No incluidos en la tesis:**

Colino, V., Bosch, J., Muñoz, MJ., Peris, S., 2012. **Influence of new irrigation croplands on wild boar *Sus scrofa* road kills in NW Spain.** Animal Biodiversity and Conservation 32 (2):97-102

– Aportaciones científicas relacionadas

Congresos

- Bosch, J.; Martínez, M; de la Torre, A; and Muñoz, MJ. (2009). **Estimating wild boar density and spatial exploration of interface with Iberian pigs.** Póster en el 4th Annual Meeting of EPIZONE, “Bridges to the future”, Saint-Malo, Francia.
- Bosch, J.; Martínez, M.; de la Torre, A.; Roset, J.; Iglesias, I.; Notario, M. and Muñoz, MJ. (2010) **Estimating wild boar population.** Póster en el 8th International symposium on wild boar and other suids, York, Reino Unido.
- Bosch, J.; Peris, S.; Fonseca, C.; Martínez, M.; de la Torre, A. and Muñoz, M.J. (2011). **Distribution and abundance of the wild boar (*Sus scrofa* L.) in the Iberian Peninsula based on the “Corine” program and hunting statistics.** Póster en el 5th Annual Meeting of EPIZONE “Science on alert”, Arnhem, The Netherlands.
- Bosch, J.; Peris, S.; Fonseca, C.; Martínez, M.; de la Torre, A. and Muñoz, M.J. (2012). **Distribución y densidad del jabalí. Puntos de contacto entre fauna silvestre y ganado doméstico (jabalí-porcino).** Comunicación oral en la Conferencia ESRI España. Sesiones Sectoriales, Medio Ambiente y Agricultura, Madrid, España.
- Bosch, J.; Asensio, I.; Iglesias, I.; de la Torre, A.; and Muñoz, M.J. (2013). **Use of biodiversity models to identify contact areas in the wildlife-livestock interface.** Póster en la Annual Conference of the Society for Veterinary Epidemiology and Preventive Medicine (SVEPM), Madrid, España.

Otras publicaciones de divulgación:

- *Bosch et al.*, Distribution, abundance and density of the wild boar on the Iberian Peninsula, based on the Corine program and hunting statistic (2012). AGRIS FAO. (<http://agris.fao.org/agris-search/display.do>).
- *Bosch et al.*, **Los puntos calientes del jabalí en la Península Ibérica** (2012). Ciencia y Caza. (<http://www.cienciaycaza.org/>).
- *Bosch et al.*, **Jabalíes de contrastes... Queridos y odiados, naturales y ¿artificiales?** Equipo técnico Ciencia y Caza (<http://www.cazawonke.com>).

Transferencia tecnológica: Cesión propiedad intelectual. (data transfer agreement).

- Transferencia del modelo determinístico de distribución y densidad del jabalí realizado por nuestro grupo al MAGRAMA (2012) para la implementación de los planes de vigilancia de enfermedades compartidas jabalí/cerdo doméstico.
- Aplicación del modelo determinístico de distribución de jabalí realizado por nuestro grupo en el Documento Técnico oficial del programa de vigilancia de PPC de jabalí en España. Plan de vigilancia de PPC de jabalí en España. MAGRAMA; 2013. Participación: Investigación, desarrollo del modelo. <http://rasve.magrama.es/Publica/Programas/NORMATIVA%20Y%20PROGRAMAS/PROGRAMAS/2013/PROGRAMA%20VIGILANCIA%20DE%20LA%20PPC%20EN%20JABAL%C3%8DES%202013/PROGRAMA%20NACIONAL%20VIGILANCIA%20%20PPC%20JABALIES%202013.PDF>
- Transferencia del modelo determinístico de distribución y densidad del jabalí realizado por nuestro grupo a la CCAA de Extremadura (2014) para la implementación de los planes de vigilancia de enfermedades compartidas jabalí/cerdo doméstico.

Trabajo fin de máster

- Modelo susceptible-infectado-recuperado aplicados a la Sanidad Animal. Desarrollo de un modelo SIR de transmisión en la dinámica de la Enfermedad de Aujeszki (EA) en cerdo ibérico extensivo y jabalí (2013). Máster en Métodos Cuantitativos de Investigación en Epidemiología, Facultad de Medicina UAM.

Otros documentos técnicos

- Desarrollo de un modelo de simulación dinámico de las poblaciones de jabalíes para el MAGRAMA (2013) para analizar la influencia y las fluctuaciones en la dinámica de crecimiento de la población del jabalí en distintos escenarios para el control de las enfermedades compartidas con el cerdo doméstico. Determinación de un factor de extracción de caza óptimo en función de la estructura de la población y las tasas vitales de mortalidad, de natalidad y de reproducción en diferentes edades.

Objetivo 1.2: Desarrollo de un modelo probabilístico o estocástico para predecir la distribución, la probabilidad de ocurrencia del jabalí en España y las variables ambientales predictivas más importantes.

En este objetivo empleamos un modelo probabilístico o estocástico para predecir la distribución potencial y las probabilidades de ocurrencia del jabalí en España mediante la integración de registros de presencia de la especie y de un conjunto de variables ambientales a través de un enfoque bayesiano de máxima entropía. Uno de los propósitos de esta aproximación fue mejorar la predicción de la distribución del jabalí en España, y poder obtener una aproximación distinta a la generada en el objetivo 1 a través un modelo y datos de partida diferentes. Para ello, hemos descartado la utilización de datos sobre estadísticas de caza, pues la fiabilidad de las bolsas de caza como índice de abundancia de la población y su uso para hacer inferencias ecológicas a menudo se debaten. Esto es debido a que no se utilizan las mismas series de temporales, están condicionados por diferentes esfuerzos y presión de caza (número de cazadores, o días de caza, o la distancia recorrida por los cazadores) pudiendo afectar a la dinámica poblacional del jabalí. Por lo tanto, la falta de recolección de datos de caza estandarizados, podría aumentar el sesgo en lugar de reducirlo. Las estadísticas de caza son capaces de realizar un seguimiento de las tendencias en los cambios de población pero no quiere decir que sean incuestionables para estimar las densidades y distribución de las especies silvestres. Mientras que podría existir un sesgo potencial en las estadísticas de caza y proporcionar resultados engañosos, el método utilizado (MaxEnt), se basa en datos de presencia y pseudo- ausencia de la especie. Con este método, lo que queremos obtener es un modelo de distribución para el jabalí para poder evitar introducir el potencial sesgo de las estadísticas de caza sin que este afecte a nuestro resultado.

Para el desarrollo del modelo probabilístico se utilizaron 100 réplicas o simulaciones y, para cada una de ellas, los datos de presencia fueron divididos en dos subgrupos que se usaron para el entrenamiento y el ajuste del modelo. Seis variables explicativas para predecir la distribución de jabalíes en España fueron identificadas en base al porcentaje de contribución del modelo. Destacan especialmente las horas de sol, la estacionalidad de las precipitaciones; la isothermalidad, la temperatura mínima de mes más frío, la pendiente y la precipitación anual. La validación del modelo se estimó calculando el AUC (del inglés area under the receiver operating characteristic curve), técnica utilizada para evaluar la sensibilidad de los modelos de distribución de especies que sólo utilizan datos de presencia y, adicionalmente, también se compararon los valores predichos por el modelo con datos independientes recopilados en estudios de campo sobre el jabalí. El modelo obtuvo un AUC de 0,79, mostrando un alto grado de precisión y exactitud en la predicción.

Artículos científicos

- **Incluidos en la tesis:**
 - II. Bosch, J., Mardones, F., Pérez, A., de la Torre, A., Muñoz, MJ., 2014. **A maximum entropy model for predicting wild boar distribution in Spain.** Spanish Journal of Agricultural Research, 12(4), 984-999

– Aportaciones científicas relacionadas

Congresos

Bosch, J.; Mardones, F.; Iglesias, I.; Pérez, A.; Muñoz, M.J. (2012). Maximum Entropy (Maxent) models for the prediction of wild boar distribution in Spain. Comunicación oral en el 9th International Symposium on wild boar and other suids, Hannover, Alemania.

Otras publicaciones de divulgación:

- Bosch et al., Un modelo para predecir la distribución del jabalí en España (2014). Buscagro. (<http://www.buscagro.com>).

Objetivo 1.3: Escalado del modelo analítico determinista para la UE (distribución y hábitat idóneo del jabalí).

En este objetivo, se escaló para la UE el modelo analítico determinista desarrollado en la Península Ibérica, estimando la distribución y la superficie del hábitat idóneo del jabalí; ponderado en tres categorías (2, 1 y 0). Para evitar una sobre o infraestimación del resultado, el escalado se basó exclusivamente en la cobertura vegetal estandarizada de la especie, descartando tanto las bolsas de caza como índice poblacional (debido a la falta de datos mínimamente homogéneos o normalizados entre países) como el modelo probabilístico (debido al sesgo y la baja precisión de los registros de presencia del jabalí en la UE). Este modelo se utilizó en 2013 en la primera evaluación del riesgo de introducción de PPA en la UE a partir del movimiento natural de jabalíes; ofreciendo una información global no disponible hasta la fecha, necesaria para poder evaluar una de las vías más complicadas de controlar (ver objetivo 2.1).

En 2015, se actualizó el riesgo de introducción de la enfermedad en países libres, mejorando el estimador de riesgo más importante: el hábitat idóneo del jabalí. La mejora consistió en incorporar las zonas agrarias, en concreto, los monocultivos situados a menos de 2 km de las áreas naturales de la especie; coberturas que se estaban detectando importantísimas para la identificación de los brotes de la enfermedad. Esta cobertura agraria ofrece a lo largo del año gran variedad de recursos temporales al jabalí, tanto para su forrajeo como para su refugio; siendo zonas donde se pueden establecer un mayor contacto directo o indirecto con el cerdo doméstico. Se consideraron seis categorías de hábitat idóneo (2, 1, 0,75, 0,5, 0,1 y 0) en lugar de tres, incluyendo las coberturas agrarias como hábitats temporales para el jabalí. La validez de estas categorías se evaluó mediante la comparación de los hábitats idóneos con datos biológicos y con los 1.451 casos de PPA en jabalíes durante los años 2014 y 2015. La mayoría de las notificaciones se produjeron en la categoría de hábitat más adecuado para la especie. Sin embargo, un 15 % se produjeron en la categoría agraria 0,75 (monocultivos situadas a menos de 2 km de las áreas naturales), demostrando la importancia de esta cobertura no sólo para la ecología de la especie, sino también su importancia para la gestión sanitaria de la enfermedad.

Artículos científicos

- **Incluidos en la tesis:**

- III. De la Torre, A., Bosch, J., Iglesias, I., Muñoz, M.J., Martínez-López, B., Mur, L., Sánchez-Vizcaíno, J.M., 2015. **Assessing the risk of African Swine Fever introduction into the european union (EU) by wild boar**. *Transboundary and Emerging Diseases*, 62(3), 272-279
- IV. Bosch, J., Rodríguez, A., Iglesias, I., Muñoz, M.J., Jurado, C., Sánchez-Vizcaíno, J.M.; de la Torre A., (2016). **Update on the Risk of Introduction of ASF by wild boar into disease-free European Union countries**. *Transboundary and Emerging Diseases*, DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/tbed.12527>

– Aportaciones científicas relacionadas

Congresos

- De la torre A.; Bosch, J.; Iglesias I.; Martínez M.; Martínez-López B.; Mur L.; Sánchez-Vizcaíno J.M.; Muñoz M.J. (2012). Risk of African swine fever introduction into the European Union (EU) through wild boar pathway. Póster en el 6th Annual meeting EPIZONE, Viruses on the move, Brighton, UK.
- Bosch, J., and Muñoz M.J. (2013). **Uso de SIG para el análisis del riesgo de introducción de enfermedades a través de movimientos de fauna silvestre.** Comunicación oral en la Conferencia ESRI España, Sesiones Sectoriales. Sanidad y Servicios Sociales, Madrid, España.

Transferencia tecnológica: Cesión propiedad intelectual. (data transfer agreement).

- Transferencia del modelo determinístico de distribución del jabalí en la UE realizado por nuestro grupo para la implementación en estudios epidemiológicos (publicación Costard *et al.*, 2013) y para su utilización en la base de datos europea sobre la vigilancia de la Peste porcina clásica en jabalíes (UE-URL) (<https://public.surv-wildboar.eu/Default.aspx>).

Objetivo 1.4: Escalado del modelo analítico determinista en Eurasia (distribución y calidad del hábitat del jabalí).

Para el desarrollo de este objetivo, se ha adaptado el modelo determinístico de la UE empleando un nuevo enfoque para su escalado a Eurasia. Esta adaptación se tuvo que realizar debido a diversos problemas, los cuales no permitían la extrapolación a gran escala. Uno de ellos se debió a que los datos telemétricos de los usos del suelo (CORINE) sólo están disponibles para la UE y no existen para el área geográfica Euroasiática. Otro motivo se debió a que los datos sobre los usos del suelo no son directamente comparables con la cobertura global de la vegetación terrestre (GLOBCOVER), pues estos se basan en diferentes métodos de clasificación de la vegetación. Por último, la escasez y heterogeneidad de los datos empíricos a lo largo del área de estudio, tanto de los registros de presencia del jabalí como los datos sobre sus tamaños poblacionales, dificultó la caracterización del hábitat e imposibilitó el desarrollo de un MDE. Por todo ello, para caracterizar la calidad del hábitat del jabalí a gran escala se recurrió al conocimiento de expertos con amplia experiencia en estudios de campo, estudios biológicos y ecológicos sobre la especie a lo largo del área de estudio (regiones orientales y paleártica); tanto en entornos naturales como en ecosistemas agroforestales. En 2014, dentro del marco del proyecto europeo ASFORCE, nuestro equipo de investigación desarrolló un mapa de distribución estandarizado de la calidad de los hábitats disponibles para el jabalí (en inglés QAH) en Eurasia, basado en la cobertura vegetal mundial (GLOBCOVER). La QAH del jabalí se estimó a través de una opinión de expertos utilizando una escala de siete niveles, correlacionados estrechamente con la presencia georeferenciada del jabalí ($n = 22.370$): las densidades más altas de jabalí (74,47%) se localizaron en áreas de los dos niveles QAH más altos, mientras las densidades más bajas (5,66%) se localizaron en áreas con los niveles QAH más bajo. Además, mediante un ajuste multinomial (prueba chi-cuadrado χ^2 de bondad de ajuste) se comparó el número de registros de presencia observados en cada nivel QAH con el número de registros de presencia esperados por superficie (número esperado por tamaño). Se obtuvo una diferencia significativa entre el número de observados y el número de esperados por tamaño, lo que sugiere que los distintos niveles QAH reflejan la calidad del hábitat en lugar del tamaño de la superficie. Estos resultados indicaron que el mapa QAH desarrollado a partir de la opinión de expertos clasifica la idoneidad del hábitat del jabalí con un alto grado de precisión.

Artículos científicos

- **Incluido en la tesis:**
 - V. Bosch, J., Iglesias, I., Muñoz, MJ., de la Torre, A., (2016). A cartographic tool for managing African Swine Fever in Eurasia: mapping wild boar distribution based on the quality of available habitats. Transboundary and Emerging Diseases, doi: 10.1111/tbed.12559

– Aportaciones científicas relacionadas

Congresos

- Bosch, J.; Iglesias, I.; Muñoz, M.J. de la Torre, A. (2016). **Quality of available habitats for wild boar as a online cartographic tool for managing African Swine Fever in Eurasia**. Póster en el 3rd Annual GARA Scientific Workshop, Ploufragan, France.
- Bosch, J.; Iglesias, I.; Muñoz, M.J.; de la Torre, A., (2016). **A cartographic tool for managing African Swine Fever in Eurasia: mapping wild boar distribution based on the quality of available habitat**. Comunicación oral y póster en el 10th Annual Meeting EPIZONE, Going viral, Madrid, España.

Otras publicaciones de divulgación:

- Bosch, J., de la Torre, A., Gallardo, C., Arias, M.L., Muñoz, M.J., y Briones, V. (2016). **La Peste Porcina Africana en Europa**. Euroganadería.

Transferencia tecnológica: Cesión propiedad intelectual. (data transfer agreement).

- Transferencia del mapa determinístico de la calidad de los hábitats disponibles para el jabalí en Eurasia al Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (CIRAD), "Animal et Gestion Intégrée des Risques" (2015). Spatial modelisation of African Swine Fever disease transmission by wild boar in Europe, under the ASFORCE EU Project (GA 311931).
- Transferencia del mapa determinístico de la calidad de los hábitats disponibles para el jabalí en Eurasia a Helmholtz-Centre for Environmental Research UFZ, Department of Ecological Modelling (2015). "Spatial modelisation of African Swine Fever disease transmission by wild boar in the EU affected countries, under the EFSA mandate on Scientific opinion on African swine fever in wild boar.
- Disponibilidad online (visor GIS) del Mapa de la calidad de los hábitats disponibles para el jabalí en Eurasia (www.inia.es > Research > Centres > CISA > Research groups > Epidemiology and Environmental health.or short link : <http://arcg.is/1Vs3U2u>)

OBJETIVO 2: Aplicación de los modelos biológicos de distribución del hábitat idóneo y de calidad de hábitat del jabalí en la Sanidad Animal: el caso de la PPA

El segundo objetivo se centra en la aplicación de los modelos biológicos del jabalí en dos estudios para la gestión sanitaria de la PPA. Por un lado, utilizando en el modelo determinístico de hábitat idóneo desarrollado en la UE (objetivo 1.3) para evaluar el riesgo de introducción de la PPA en la UE por jabalí (objetivo 2.1) y por otro, utilizando el modelo determinístico de calidad de hábitat para el jabalí desarrollado en Eurasia (objetivo 1.4) para identificar escenarios de riesgo de transmisión de la PPA en la interfaz cerdo-jabalí (objetivo 2.2).

Objetivo 2.1: Evaluación del riesgo de introducción de la PPA en la UE por jabalí.

Para el desarrollo de este objetivo se empleó una metodología semi-cuantitativa para evaluar el riesgo de introducción del vPPA en la UE a partir del movimiento de jabalíes en 2013, basado en estimadores de riesgo. Estos fueron: la población susceptible de jabalíes y cerdos domésticos del país de origen; la densidad de brote en jabalíes y en cerdos domésticos en los países de origen, la distancia entre la frontera de la UE y el brote de PPA más cercano en jabalíes o en cerdos domésticos y, por último, el hábitat idóneo para los jabalíes a lo largo de la frontera de la UE utilizando el modelo determinístico desarrollado en el objetivo 1.3. Se incluyó el hábitat idóneo por medio de un área buffer de 10 km a lo largo de la frontera de los países objetivo de la UE, basado en el movimiento promedio de $10,38 \pm 2,84$ kilómetros para jabalíes de al menos 17 meses de edad. Se realizó un análisis de sensibilidad para identificar la importancia de los estimadores de riesgo más influyentes. El factor que tuvo mayor peso en los resultados finales fue la presencia de hábitat idóneo para jabalí, seguido de las densidades de brotes de PPA en doméstico y silvestre. Los resultados del estudio señalaron un mayor riesgo relativo de entrada en Polonia y Finlandia, seguido de Lituania y Letonia. Finalmente, a pesar de los esfuerzos para prevenir la aparición y la difusión de la PPA en la UE, los países con mayor riesgo estimado fueron afectados. Estos resultados sugieren que los países en situación de riesgo deben ser conscientes de estos estimadores de riesgo y las autoridades de Sanidad Animal deben comunicarse estrechamente con los cazadores de jabalíes y los criadores de cerdos para detectar rápidamente e intentar controlar la PPA. Finalmente, la aparición de la enfermedad en 2014 en Lituania, Polonia, Letonia y Estonia se asoció a múltiples entradas vinculadas a movimientos de jabalíes desde las zonas endémicas, aumentando aún más la probabilidad de difusión de la enfermedad a otros Estados de la UE.

Debido al cambio en la situación sanitaria de la enfermedad (basándonos en el anterior método semi-cuantitativo sobre vigilancia veterinaria) en 2015 se actualizó el riesgo relativo para nuevas introducciones de la PPA a través del jabalí en países de la UE. La actualización incorpora los datos más recientes disponibles y una versión mejorada del hábitat adecuado del jabalí. Los resultados destacan los valores de riesgo relativo más altos para Eslovaquia y Rumanía, seguido de Finlandia, República Checa y Alemania. El riesgo relativo para Rumanía y Finlandia se asocia principalmente con la entrada de la enfermedad desde las zonas endémicas (Federación Rusa y Ucrania) donde la enfermedad sigue extendiéndose en la actualidad. Sin embargo el riesgo relativo de Alemania y de la República Checa se asocia principalmente con el progreso potencial de la enfermedad a través de la UE. En cambio, el riesgo relativo para

Eslovaquia se asocia con ambas vías. El hábitat del jabalí sigue siendo el estimador de riesgo más importante, mientras que la densidad de la especie es menos significativa. Esto sugiere que para la difusión de la enfermedad, en la situación actual, es más relevante la calidad y continuidad del hábitat (presencia del jabalí) que la densidad del jabalí.

Artículos científicos

- **Incluido en la tesis:**

- III. De la Torre, A., Bosch, J., Iglesias, I., Muñoz, M.J., Martínez-López, B., Mur, L., Sánchez-Vizcaíno, JM., 2015. **Assessing the risk of African Swine Fever introduction into the european union (EU) by wild boar**. Transbounday and Emerging Diseases, 62(3), 272-279
- VI. Bosch, J., Rodríguez, A., Iglesias, I., Muñoz, MJ., Jurado, C., Sánchez-Vizcaíno, JM.; de la Torre A., (2016). **Update on the Risk of Introduction of ASF by wild boar into disease-free European Union countries ASF introduction by wild boar into disease-free EU countries**. Transbounday and Emerging Diseases, DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/tbed.12527>

Objetivo 2.2: Identificación de escenarios de riesgo de transmisión de la PPA.

En la actualidad, en países del Este de Europa y la UE, la transmisión de la PPA se mantiene bajo diferentes escenarios epidemiológicos que implican a tanto al cerdo como al jabalí. El jabalí, especie ampliamente distribuida que actúa como potencial hospedador de esta enfermedad, parece ser un factor clave en el mantenimiento de la enfermedad en áreas endémicas y en la diseminación local a través de las fronteras de la UE. Por tanto, la interfaz cerdo-jabalí debería considerarse un componente de riesgo fundamental; por lo que su identificación podría ayudar a prevenir y predecir la dinámica de la infección de la PPA. El desarrollo de la herramienta cartográfica estandarizada de la QAH para el jabalí (objetivo 1.4), ha permitido identificar escenarios de riesgo de transmisión de la PPA en la interfaz cerdo-jabalí; tanto en la UE como en los países del Este de Europa. Las notificaciones de PPA entre 2007 y 2016 fueron mapeadas en el mapa QAH, mostrando que en las zonas endémicas, el 60% de las notificaciones se produjeron en cerdos doméstico (en granjas de baja bioseguridad) en los paisajes agrícolas, zonas de monocultivos y agroforestales (QAHs 1 y 1,75); donde las actividades agro-ganaderas suelen concentrarse. En la UE, por el contrario, el 95% de las notificaciones de PPA se produjeron en jabalíes, en los paisajes naturales (QAH 2), sobre todo en los bosques de frondosas (caducifolios de hoja ancha) y bosques mixtos de frondosas y coníferas (de hoja acicular). Por tanto, en general las implicaciones para la gestión de la PPA son diferentes en áreas endémicas y en la UE, necesitándose un enfoque particular en escenarios QAH para garantizar la intervención preventiva, la detección temprana de la enfermedad y la respuesta rápida.

Las áreas de nivel QAH 2, en su mayoría paisajes naturales, se deben considerar las áreas clave en las que la PPA persiste entre las poblaciones de jabalí, siendo muy recomendable una estrecha vigilancia de las granjas de cerdos domésticos que se localicen en esas áreas así como la puesta en práctica de estrategias de intervención destinadas a controlar la PPA en jabalíes.

Las áreas de nivel QAH 1 y 1,75, que comprenden principalmente los paisajes agrícolas (zonas de monocultivos y agroforestales) deben ser consideradas como áreas de interfaz cerdo-jabalí clave en la transmisión de PPA, sobre todo allí donde la densidad de sistemas de traspaso de cerdos domésticos es alta, como ocurre en las zonas endémicas. En este sentido, las áreas de monocultivo (QAH 1) deben ser examinadas cuidadosamente porque son muy probables las interacciones entre cerdo y jabalí. En estas áreas, se recomienda encarecidamente la prohibición del uso de la hierba fresca o cultivos para alimentar a los cerdos domésticos, ya que estas fuentes de alimentos pueden ser contaminadas por jabalíes infectados.

Artículos científicos

- **Incluido en la tesis:**

- VII. Bosch, J., Iglesias, I., Muñoz, MJ., de la Torre, A., (2016). A cartographic tool for managing African Swine Fever in Eurasia: mapping wild boar distribution based on the quality of available habitats. *Transboundary and Emerging Diseases*, doi: 10.1111/tbed.12559

Publicación I

Distribution, abundance and density of the wild boar on the Iberian Peninsula, based on the CORINE program and hunting statistics

Jaime BOSCH^{1*}, Salvador PERIS², Carlos FONSECA³, Marta MARTINEZ¹, Ana DE LA TORRE¹, Irene IGLESIAS¹ and Maria J. MUÑOZ¹

¹ *Epidemiology and Environmental Health, CISA-INIA, 28130 Valdeolmos (Madrid), Spain;
e-mail: jaime.bosch@inia.es*

² *Department of Zoology, Faculty of Biology, University of Salamanca, 37071 Salamanca, Spain*

³ *CESAM and Department of Biology, University of Aveiro, 3810-193 Aveiro, Portugal*

Received 9 August 2011; Accepted 13 February 2012

Abstract. Wild boar population size in the Iberian Peninsula was estimated using hunting bag statistics from Spain and Portugal. Density was estimated assigning the wild boar population size to the “potential resources” or suitable habitats categorized by their importance to provide food and/or shelter to wild boars. Land uses were selected from CORINE, the EU database for land cover, using scientific literature and statistical significance for wild boar presence from published data.

The hunting bag was 176245 and 15167 in Spain and Portugal, respectively. The average density was 0.373/km² (min 0.014-max 2.22) in Spain and 0.13/km² (min 0.00048-max 1.99) in Portugal, being 0.31/km² (0.00048-2.22) over the entire Peninsula. Statistical analysis showed that wild boar presence was significantly ($p < 0.05$) associated to thirteen of the seventeen CORINE land uses selected. Agro-forestry, moors and heathland land use were not statistically significant but were included in the model due to their biological importance. Suitable habitats and distribution of wild boar were mapped for the Iberian Peninsula. This approach is a preliminary step intended to be useful in environmental management and animal health.

Key words: habitat modeling, spatial analysis, wildlife, *Sus scrofa*

Introduction

Over the last century, wild boar populations in many areas of the Palearctic, including the Iberian Peninsula (I.P.), have grown continuously (Rosell 1995, Lerános & Castián 1996, Spitz 1999, Rosell et al. 2001, Acevedo et al. 2006, Gortázar et al. 2007). Species growth on the I.P. has been linked to the disappearance of traditional agriculture due to emigration from rural areas, which has led to a marked decline in forestry activities; an increase in the number of shelter areas, mostly scrub and wooded areas; and an increase in the total amount of food available (Tellería & Sáez-Royuela 1985, Sáez-Royuela & Tellería 1986, Salces & Markina-Lamonja 1992a, Sáenz de Buruaga 1995). Some of the main reasons for the considerable increase in the wild boar

population are: (1) the remarkable adaptability of the wild boar to diverse environments (Genov 1981a, Boitani et al. 1994, Massei et al. 1996, Acevedo et al. 2006, Jansen et al. 2007, Schley et al. 2008); (2) its high reproductive rate (Rosell et al. 2001, Fonseca et al. 2011); (3) an increase in areas dedicated to certain crops, in particular maize, as observed in European countries such as Poland, Sweden and Switzerland (Baettig 1980, Fruzinski 1995, Neet 1995, Saïd et al. 2011, Thurfjell 2011); (4) its varied trophic diet (Mackin 1970, Lemel et al. 2003, Herrero et al. 2006, Schley et al. 2008, Saïd et al. 2011, Thurfjell 2011); (5) warmer winter temperatures (Schley 2000, Melis et al. 2006).

Today, the wild boar constitutes a valuable economic and hunting resource for some countries like Spain and

* *Corresponding Author*

Portugal; for example, the 2006-2007 hunting season in Spain generated 29.3 million Euros in revenues (MARM 2007). Furthermore the wild boar is a key element of numerous ecosystems, contributing to soil mixing, nutrient recycling, and dissemination of spores and seeds smaller than 4 mm, thereby assisting the first stages of vegetal succession (Bratton 1975, Genard & Lescourret 1985, Grimal 1987, Onipchenko & Golikov 1996, Schmidt et al. 2004). However, over the last few years, some negative aspects of its expansion have begun to be noted, such as changes in vegetal succession (Onipchenko & Golikov 1996). Recent studies have also linked wild boar movements to decreased ground cover, with serious consequences for livestock grazing (Bueno et al. 2010); to traffic accidents (Vassant et al. 1993, Rosell et al. 2001, Peris et al. 2005, Marques et al. 2010, Sävberger 2010); to invasion of urban areas, attacks on people and pets, and health problems (Tilson & Nyhus 1998, Packer & Birks 1999, Cahill et al. 2003, Jansen et al. 2007, López et al. 2010); and to damage of irrigated crops (Herrero 2003, Schley & Roper 2003).

The need for better knowledge of the wild boar populations has also become more urgent because the species acts as a host of certain economically important diseases that affect domestic pigs, such as African swine fever, classical swine fever and Aujeszky's disease. They also serve as hosts of diseases that affect other mammals, including humans, such as tuberculosis, salmonellosis and brucellosis. Preventive measures to control and eradicate diseases present in wild boars must be a top priority, especially if their population growth makes contact with farm animals more likely, which can lead to transmission and maintenance of diseases in animal populations (Spiecker 1969, Höfle et al. 2004, Gortázar et al. 2007, Vicente et al. 2010).

Despite the importance of understanding wild boar population dynamics, population data are rare, in part because of the difficulty of direct counting in the field. The use of hunting statistics to estimate population indirectly has become a common practice; in fact, several authors recommend this approach (Spitz et al. 1984, Sáez-Royuela & Tellería 1988, Abaigar 1990, Biotema 1990, Garzón 1991, Spitz & Vallet 1991, Lancia et al. 1994).

Many efforts have been made to improve the use of hunting statistics to estimate the boar population, radiotracking to estimate wild boar movements or home range (Markina-Lamonja & Telletxea 2006), indirect measures like paw prints, tracks and traces, fecal drop counts, evidence of bedding (Rosell 1998,

Rosell et al. 1998, Hererro 2003, Herrero et al. 2006) and other data as land cover supporting habitats and food of animal. Favored habitats of the wild boar have been identified in Spain (Abaigar et al. 1994, Rosell 1998, Herrero 2001, Rosell et al. 2001) and other European countries (Sodeikat & Pohlmeier 2004, Keuling et al. 2008, 2009). Land uses favoring the presence of the animal have been identified in the I.P., both in the north (Sáez-Royuela 1989, Sáenz de Buruaga et al. 1991, Herrero 2001) and south (Fernández-Llario 1996). Information is also available on the preferred diet of the wild boar, such as oak woods, agricultural fields (Abaigar 1990, Sáenz de Buruaga 1995, Herrero et al. 2006), plantations of maize and conifers, and scrub (Schley 2000, Herrero et al. 2006, Schley et al. 2008).

The objective of this study was to estimate the distribution of the wild boar population on the I.P. using a combined approach that took into account hunting data (H), animal movement patterns (home range, HR) and ground cover (CORINE, the EU database for land cover) associated to the presence of the animal. The method proposed in this study may be useful for estimating animal density and distribution in other territories of the European Union and such data can inform diverse types of studies in environmental management and animal health.

Material and Methods

As a first step, a bibliographical and documentary survey was conducted in order to determine the number of wild boar harvested (MARM 2007, Autonomous Community Administrations and National Forestry Authority), potential resource value (PRVs, i.e. land uses favourable to the presence of wild boar), sizes of individual wild boar populations and their home range (HR). To estimate their density on the I.P., an analysis was conducted using Excel (Microsoft® Office 2003-2007) and SPSS v15.0 (SPSS Inc., 1989-2006). Spatial analysis and mapping results on hunting statistics and land use, were performed using ArcGIS 9.3 (ESRI®).

Study area and hunting data

The study area comprised Spain and Portugal, which together make up the I.P. Both countries contain two biogeographic regions, Atlantic and Mediterranean bioclimatic levels, with latitudes between 35° and 45° N, a mean altitude of approximately 660 m above sea level (SD 1041.34), a maximum altitude of 3479 m and a total peninsular length of 582603.84 km² (SD 4832.18); of this total length, 493519.54 km² belong to Spain and 89084.3 km² to Portugal.

The province is the administrative unit in Spain, with surface ranging from 1980.35 km² to 21766.3 km² and averaging 10500.41 km² (SD 4699.77), while the unit for Portugal is the district, with areas ranging from 2255 km² to 10225 km² and averaging 4941.33 (SD 2116.27).

Hunting data for each Spanish province was gathered from the Statistical Yearbook of Forestry (MARM 2007), estimated to be 176245 individuals. In Portugal, the hunting data in each administrative district was obtained from the National Forestry Authority (AFN), estimated to be 15167 individuals. Data from 2007 was used in this study for Spain and Portugal, corresponding to the 2006-2007 hunting season (Tables 1, 2), a total of 191412 wild boars for the I.P.

Potential wild boar habitats based on potential resources value (PRVs)

To estimate potential resources used by the wild boar, and how well habitats on the I.P. can provide those resources, a literature review was conducted for ground cover and wooded areas that could be suitable as wild boar habitat (Baettig 1980, Telleria & Sáez-Royuela 1985, Fruzinski 1995, Neet 1995, Schley 2000, Herrero et al. 2006), for the surface area of land used for agriculture (Massei & Genov 2004) and for the wild boar's preferred habitats (Santos et al. 2004). The species is omnivorous, though it relies on a vegetable diet more than an animal one, making it essentially a primary consumer (Groot Bruinderink et al. 1994). Stomach and fecal content analyses in various studies indicate that vegetable matter, principally fruits, seeds, roots and tubers, constitutes about 90-99.99 % of the diet (Valet 1994, Rosell 1998, Herrero 2001, 2003). Numerous studies have sought to determine environmental characteristics that determine the presence of the wild boar in Spain and Europe, and these are based on analysis of stomach contents, tracks, markings, bathing areas, rooting holes and feces (Puigdefàbregas 1980, Rosell 1998, Herrero 2001, 2003). In Spain, studies have been carried out in the Western Pyrenees (Vericad 1971), Doñana National Park (Garzón et al. 1983, Venero 1984), Sierra Morena (Rodríguez Berrocal et al. 1982), the Almerian Alpujarra (Abaigar 1993, Sáenz de Buruaga 1995), northern Navarra (Leránoz & Castián 1996), Montseny (Valet et al. 1994, Rosell 1998), Vizcaya (Laskurien et al. 1991), Aragón (Herrero 2001, 2003, Herrero et al. 2006) and wetland habitat Aiguamolls Empordà Natural Park (Giménez-Anaya et al. 2008). In Europe, studies have been

Table 1. Number of wild boars hunted and estimated populations, by Spanish province.

Autonomous Community	Province	Wild boars hunted (2006-2007)
Andalucía	Almería	1673
Andalucía	Cádiz	3797
Andalucía	Córdoba	5311
Andalucía	Granada	3072
Andalucía	Huelva	3388
Andalucía	Jaén	5278
Andalucía	Málaga	1137
Andalucía	Sevilla	3921
Aragón	Huesca	15832
Aragón	Teruel	4695
Aragón	Zaragoza	6618
C. Valenciana	Alicante	2500
C. Valenciana	Castellón	650
C. Valenciana	Valencia	4360
Cantabria	Cantabria	1242
Castilla la Mancha	Albacete	3500
Castilla la Mancha	Ciudad Real	8245
Castilla la Mancha	Cuenca	1200
Castilla la Mancha	Guadalajara	2500
Castilla la Mancha	Toledo	9174
Castilla y León	Ávila	1628
Castilla y León	Burgos	4520
Castilla y León	León	1685
Castilla y León	Palencia	1074
Castilla y León	Salamanca	3542
Castilla y León	Segovia	972
Castilla y León	Soria	1397
Castilla y León	Valladolid	398
Castilla y León	Zamora	2192
Cataluña	Barcelona	7160
Cataluña	Gerona	8575
Cataluña	Lérida	5517
Cataluña	Tarragona	2807
Extremadura	Badajoz	6122
Extremadura	Cáceres	8136
Galicia	La Coruña	1077
Galicia	Lugo	3366
Galicia	Orense	2466
Galicia	Pontevedra	838
La Rioja	La Rioja	2386
Madrid	Madrid	2279
Navarra	Navarra	6434
P. de Asturias	Asturias	8356
País Vasco	Álava	1978
País Vasco	Guipúzcoa	700
País Vasco	Vizcaya	1013
R. de Murcia	Murcia	1534
Total		176245

Sources: MARM 2007, Andalusian Institute of hunting and Inland Fisheries, IREC, DMAH, hunting Areas, Xunta Galicia.

Table 2. Number of wild boar hunted and estimated population, by Portuguese district.

District	Wild boars hunted (2006-2007)
Aveiro	9
Beja	3284
Braga	15
Bragança	206
Castelo Branco	1346
Coimbra	142
Évora	2180
Faro	1987
Guarda	206
Leiria	122
Lisboa	105
Portalegre	2697
Porto	19
Santarém	1407
Setúbal	1183
Viana do Castelo	47
Vila Real	101
Viseu	111
Total	15167

Source: National Forest Authority (Autoridade Florestal Nacional), Portugal.

done in the Savoy Alps (Baubet et al. 1997), central European Atlantic mixed forests (Groot Bruinderink et al. 1994) and Western Europe (Schley & Roper 2003). Wild boar populations in Europe prefer broad-leaved forests, especially evergreen oak forests, open habitats such as steppe, Mediterranean scrubland, farmland, and areas with nearby water and tree cover Spitz (1999). They are found at altitudes ranging from sea level to 2400 m in the Pyrenees (Palomo & Gisbert 2002). Some important studies in I.P. and France point out that the wild boar occupies nearly all forest habitats (Sáez-Royuela 1987) and has a varied diet (Varin 1980, Valet et al. 1994). Those authors concluded that the animal's distribution is more affected by structural characteristics of vegetation than by other factors, except for human impact (Markina-Lamonja 1998).

Since the wild boar is found in a wide variety of habitats, estimating the population in specific regions requires accurate assessment of that region's ability to support the animals. To this end, we prioritized necessary resources for population survival and determined to what extent possible habitats on the I.P. are likely to provide these resources. Using the CORINE 2000 program (Coordination of Information on the Environment, Land Cover 2000, European

Commission), the territory was divided into cells with a surface area of 10000 m² (1 ha = 0.01 km²). An advantage of CORINE is that it contains ground cover information standardized to European Union guidelines. Layers of land use over agricultural, forest and seminatural areas were taken into account since these areas might constitute suitable habitat for the wild boar. For example, the following vegetation constitutes a valuable food resource for wild boar on the I.P. (Rosell 1998, Herrero 2001, 2003) and in other places of Western Europe (Genov 1981, Massei et al. 1996, Schley & Roper 2003): *Quercus ilex*, *Q. suber*, *Q. humilis*, *Fagus sylvatica*, *Castanea sativa*, *Pinus pinea*, *P. communis*, *Juniperus communis*, *Sambucus* sp., and different species of thicket, bushes and gramineous plants such as *Festuca ovina*, *F. arundinacea*, *Agrostis capillaris*, *Brachipodium* sp., *Cyperus rotundus*, *Pteridium aquilinum*, *Tamarix gallica*. Forest zones containing *Pinus* sp. and scrubland containing *Espartium* sp. and *Erica* sp. have also been found to provide food or shelter to wild boar. In order to identify potential wild boar habitats, we assessed the ability of specific regions to support wild boar populations by assigning them a potential resource value (PRV). These PRVs were estimated in two steps: 1) First, selection to the potential resources used by the wild boar, and identification of habitats on the I.P. which can provide those resources was conducted. All the land uses selected from CORINE are based on a literature review including forest and semi natural areas (ground cover and wooded areas) (Baettig 1980, Tellería & Sáez-Royuela 1985, Fruzinski 1995, Neet 1995, Schley 2000, Herrero et al. 2006) and pastures and heterogeneous agricultural areas (Massei & Genov 2004, Herrero et al. 2006). A statistical analysis of association with the CORINE land uses selected and the presence of wild boars estimated by Palomo & Gisbert (2002) in Spain were performed using the Kruskal-Wallis and the Mann-Whitney U tests in SPSS v15.0 (SPSS Inc., 1989-2006). Variables significantly associated ($P < 0.05$) were included as a potential resource in the model. 2) Secondly, a categorical value was assigned to each potential resource according to the literature and expert opinion. A value of 2 was given to a location if it had resources suitable for use as both food and shelter, a value of 1 if it had resources to provide only one or the other, and 0 if it did not possess either type of resource (Fig. 1).

Home range and unified habitat (HR and UH)

In order to establish a reliable and conservative HR, which extends from the shelter over the area where

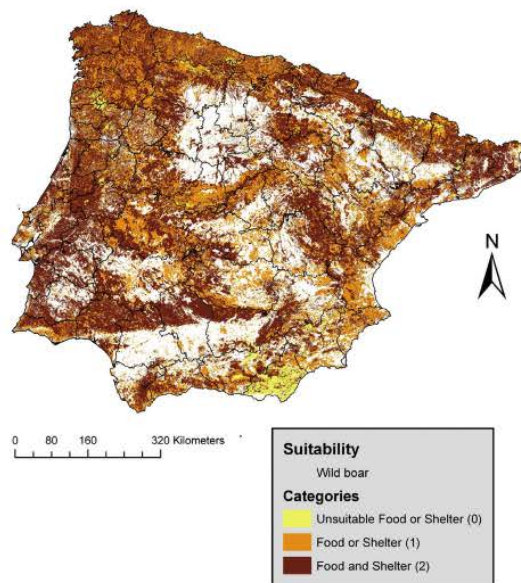


Fig. 1. Map of potential habitats for wild boar on the Iberian Peninsula, based on analysis of potential resources. Suitability for supporting wild boar was assessed in CORINE by assigning potential resource values (PRVs) of 0 (unlikely suitable for food or shelter), 1 (suitable for food or shelter), or 2 (suitable for both food and shelter). White areas represent locations with no available data.

the wild boar may roam under normal conditions, the literature on species movements based on radiolocation, radiotelemetry and nesting habits was reviewed (Janeau & Spitz 1984, Russo et al. 1997, Herrero 2001, Markina-Lamonja & García 2006). The surface used

was estimated by quadratic modeling of each home range for comparing different measures of length provided by different authors (Table 3). Authors of the studies were contacted in some cases to discuss whether the data were exceptional or normal, to ensure that we selected the most “natural” data not biased by anthropic factors, such as intense pressure from hunting, or by seasonal biological necessities such as mating, searches for food or searches for water under drought conditions. In some studies, home range data were not collected under normal conditions but under hunting conditions; in these cases, the authors measured the mean distance between the shooting site (radiomarking) and the capture site (Table 3). The distance roamed by wild boar under normal conditions was defined as 2 linear km (Boisaubert & Klein 1984, Briedermann 1990, Maillard & Fournie 1995, Caley 1997, Soidekat & Pohlmeier 1999, 2004, Markina-Lamonja & Telletxea 2006, Keuling et al. 2010). Therefore land uses that CORINE 2000 situated at a distance of 2 km or less were merged together into a unified habitat (UH) providing a more realistic identification of areas where wild population is distributed.

Model

Population density (PD) was calculated using hunting data (H) and PRVs. The abundances of wild boar were projected onto territorial units according to the extension of the potential resources in each province (Spain) or district (Portugal). A common denominator was obtained by summing the areas of all cells in CORINE with a given PRV (0, 1 or 2). To estimate an index, these PRVs were multiplied by 0.1, 0.5 and 1,

Table 3. Measurements of wild boar home range (HR) and lineal distance between two point.

Reference	(HR) (km ²)	Lineal distance between two point (km)
Janeau & Spitz (1984)	120 ^a ♂-150 ^a ♂ 40 ^a ♀-60 ^a ♀	12.36 ^a ♂-13.8 ^a ♂ 7.13 ^a ♀-8.74 ^a ♀
Briedermann (1990)		♂ 4.5 ^c , ♀ 2.8 ^c
Markina-Lamonja & García (2006)	4.55-11 ^b	2.13 ^a -3.31 ^a
Sodeikat & Pohlmeier (1999)		P < 4.7 ^c , Y < 10 ^c
Sodeikat & Pohlmeier (2004)		0.2-4.6
Vicente et al. (2010)		< 12 per day
Keuling et al. (2010)		♀ 1.8 ^c , ♂ 3.2 ^c
Herrero (2001)	3.6-12.3 ^a	1.89 ^a -3.51 ^a
Caley (1997)		♀ 1.6 ^c , ♂ 3.8 ^c
Boisaubert & Klein (1984), Spitz et al. (1984)		< 10 ^a
Russo et al. (1997)	0.029 ^d -1.081 ^d	0.192 ^d -1.17 ^d *
Maillard & Fournie (1995)		2.010 ^b -2.63 ^b

* Equivalence to diameter of the length of the square area model (estimated data), ^a HR without indication of season (annual HR), ^b HR with indication of season, ^c Mean distances between capture and shooting site of marked wild boar, ^d Daily movement size with indication of season, P, piglet; Y, yearling; ♂, male; ♀, female, HR: surface used.

respectively. For each province/district i , PD was estimated using the formula:

$$PD_i = \frac{\sum H_i}{\sum [(A''2''*1) + (A''1''*0.5) + (A''0''*0.1)]}$$

where PD_i refers to the PD of wild boar in the province or district, H is the number of animals hunted and A is the number of cells assigned a PRV of 0, 1, or 2. PD was distributed throughout each province or district according to land use. In other words, populations were assumed not to be present throughout a province or district, but rather to be restricted to areas with a PRV of 0, 1 or 2.

Ranges of PDs were calculated for each territorial unit based on H_i and PRV. The resulting population distribution map was compared with one based on the presence/absence of wild boars in Spain (Palomo et al. 2007), with a more recent distribution map for Portugal (Vingada et al. 2010) and a recent distribution map for the Euroasiatic zone (Oliver & Leus 2008).

Results

The density and unified habitat of the wild boar population on the I.P. were estimated. Three parameters were obtained and were illustrated in three maps:

Potential wild boar habitats based on potential resources value (PRVs)

Statistical analysis showed that wild boar presence was significantly associated to thirteen out of the seventeen CORINE land uses (Kruskall-Wallis test $P < 0.05$, Mann-Whitney U test $P < 0.05$) and these were subsequently included in the model. Two more CORINE land uses (agro-forestry areas and moors, and heathland) were also considered in the model due to their biological significance. Table 4 summarized the total 15 land uses included in the study together with their surface area on the I.P. and their PRVs. It shows a total of 17 potential resources with a surface of 324821.12 km² for Spain, and 16 resources with a surface of 66002.84 km² for Portugal. The highest PRV of two was assigned to code numbers 23, 24, 28 and 29, with 28 (sclerophyllous vegetation) being

Table 4. Land uses selected in the CORINE program as potential resources (Grid_Code) for wild boar, together with their surface areas and potential resource values (PRV).

Potential Resource (Grid Code)	Land use	PRVs*	Surface area (km ²)		
			Spain	Portugal	Entire Iberian Peninsula
18	Pastures	1	6181.03	378.13	6559.16865
19	Annual crops associated with permanent crops	1	296.32	4204.93	4501.256
20	Complex cultivation patterns	1	38091.94	6227.84	44319.782
21	Land principally occupied by agriculture, with significant areas of natural vegetation	2	24317.48	6807.93	31125.41
22	Agro-forestry areas	2	24444.48	5592.05	30036.53
23	Broad-leaved forest	2	37718.79	12213.08	49931.87
24	Coniferous forest	2	38343.37	6901.91	45245.28
25	Mixed forest	2	14852.07	5255.88	20107.95
26	Natural grasslands	1	26082.5	1851.07	27933.57
27	Moors and heathland	1	9078.33	3364.97	12443.3
28	Sclerophyllous vegetation	1	49648.41	1951.43	51599.84
29	Transitional woodland-shrub	2	44214.45	9631.37	53845.82
30	Beaches, dunes, sands	0	286.75	97.42	384.17
31	Bare rocks	0	1697.6	438.28	2135.88
32	Sparsely vegetated areas	0	8813.22	770.77	9583.99
33	Burned areas	0	751	315.78	1066.78
34	Glaciers and perennial snow	0	3.36	0	3.36
Total area (km ²)			324821.117	66002.84	390823.957

* See Material and Methods for interpretation of PRVs.

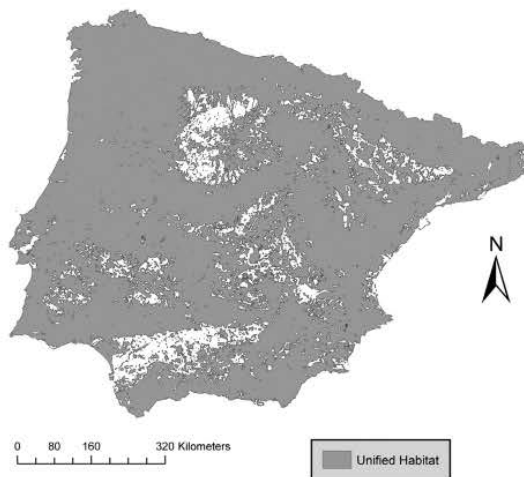


Fig. 2. Map of unified habitat of the wild boar on the Iberian Peninsula, obtained by applying a home range of 2 km to potential resource.

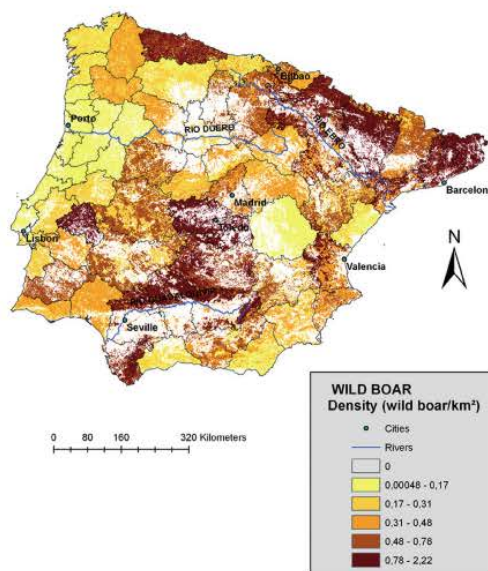


Fig. 3. Population density of wild boar on the Iberian Peninsula based on potential resource values (PRVs) by province (Spain) or district (Portugal).

the most extensive in Spain and 23 (broad-leaved forest) the most extensive in Portugal. The least extensive land use in both countries was 34 (glaciers and perpetual snow), with only 3.36 km² in Spain and none in Portugal (Table 4). Potential habitat for wild boar on the I.P. based on potential resources value were mapped (Fig. 2).

Unified habitat of the wild boar on the I.P.

Results shows that the species is spread over more than two-thirds of Spain and is absent or less abundant in 34.05 % (167820.46 km²) of the territory (Fig. 2).

Population density (PD) of wild boar on the I.P.

The mapping of PD according to potential habitats in Fig. 3 may give the most realistic estimate so far of population density on the I.P. by administrative level. The average density of wild boars within their potential habitat is 0.38 per km² (min 0.014-max 2.22 and SD 0.398) in Spain, 0.13 per km² (min 0.00048-max 1.99 and SD 0.313) in Portugal, and 0.31 per km² (min 0.00048-max 2.22 and SD 0.39) on the I.P. as a whole. There are some differences between adjoining territories that share the same potential resources and therefore would be expected to form part of the same habitat. For example, in the central region of I.P. (Ávila and Toledo), two neighboring units had similar resource types and areas (transitional woodland-shrub, code 29; 5.17 and 5.34 km²), but the results show different PD (0.39 and 1.88). In the eastern region of I.P. (Navarra and Huesca), two neighboring units had similar resource type (coniferous forest, code 24) and areas (167.62 and 165.47 km²), but different PD (1.09 and 2.22). In the southern region of I.P. (Málaga and Cádiz), two neighboring units had broad-leaved forest (code 23) over areas of 204 and 250 km², but substantially different population densities of 0.31 and 1.23. In the western region of I.P. (Santarem and Portalegre), two neighboring units had transitional woodland-shrub over areas of 61.30 and 72.95 km², with densities of 0.22 and 1.99. These differences between neighboring provinces (Spain) or districts (Portugal) with the same potential resources were observed throughout both countries.

Discussion

An analytical model combining data on hunting and potential resources (land use) was developed in order to assess the population size and density of the wild boar on the I.P. In this approach, raw hunting data are adjusted to the potential habitats. A unified habitat was provided to get a more reliable estimate of distribution. The model sacrifices some local precision in order to take into account the heterogeneity of environmental parameters and hunting behavior across the I.P. However, we assumed the bias of working on a scale as large as the I.P., since the data come from regions with different hunting traditions, which can translate into different approaches and techniques for generating hunting statistics. The use of this method at small

scales is limited since, some important local variables, such as the availability of maize crops or whether or not there is hunting in this area, are not considered into the analyses due to the lack of applicable data registered in some provinces or district. This is the reason why the map shows areas without densities where in reality they are locally dense such as the Duero-Ebro-Guadalquivir basin (Fig. 3). On the other hand, several unexpected differences in densities have been shown between adjoining territories that share the same potential resources. This fact, which corresponds with geopolitical provincial borders, is related to the use of hunting bag statistics. This bias derives from data provided by each regional administration in Spain and Portugal, where hunting techniques and management vary. Direct sampling of the wild boar population is one way to obtain a reliable estimate of the population's size and distribution (Franzetti et al. 2010). However, such a direct approach is complex and costly due to the rarity of direct observation, the limited areas in which it can be conducted and the primarily nocturnal habits of the species (Briedermann 1971, Mauget & Sempere 1978, Singer & Ackerman 1981, Janeau & Spitz 1984, McIlroy 1989, Boitani et al. 1992, Boitani et al. 1994, Lemel et al. 2003, Keuling et al. 2008). As a result, estimating the population based on hunting data has become a generalized practice in many countries, and the availability of these data has made this a tool of choice when estimating wild boar populations (Plhal et al. 2010).

The CORINE program has proven useful for analyzing potential distribution of vertebrate fauna (Acevedo et al. 2010). Version 2000 (EEA 2008) was used in this study, which is more complete for our purposes than the more updated previous version (EEA 2007). In any event, the similarity between the two versions is 97.3 % for Spain and 97.84 % for Portugal. In addition, version 2000 allows us to extrapolate the method to other EU countries, since its data are more homogeneous and uniform, making it easier to conduct comparisons. For studies on a more limited scale, it may be preferable to supplement CORINE with local studies in order to increase the accuracy of the relationship between vegetation cover and wildlife (Sáez-Royuela 1987, Markina-Lamonja 1998, Vargas et al. 2006).

The present study used 2 linear km as the minimum distance between separate roaming areas in order to create a UH. This approach led, in several cases, to the fusion of habitat areas that previously were considered separate. Although 2 km is a conservative estimate, our strategy gives a more biologically correct definition of habitat (Fig. 2), which may also provide

valuable information for other goals related to reserve management, such as road design to avoid collisions with wild boar, identification of appropriate areas for hunting management and fencing, creation of animal trails or evaluation of crop damage in proximity to wild boar shelter areas.

In this study significant statistical association among the presence of wild boar and the forest and agriculture land uses was found. This finding is consistent with studies of Markina-Lamonja (1998), where the wild boar's distribution is mainly affected by structural characteristics of vegetation. Land use 22 (agro-forestry areas) and 27 (moors and heathland) showed no significant association to presence of wild boar, however both were included in the analysis. Land use 22 represents agro-forestry areas and is widely distributed in Spain covering a 5 % of the total area, and that could be the reason of the non associate result, but its relation with presence of wild boar was described by Herrero (2003) and (Herrero et al. 2006). Land use 27 represents moors and heathland areas that are clustered in a small area in North of I.P. with high quantity of wild boar, and Nores (2010) described a high association in this region between altitude wild boar presence and abundance coinciding with areas of moors and heathland.

Our species distribution maps reflect the extensive presence of Iberian *Quercus* spp. forests, which provide a valuable food resource for wild boar. However, since these forests produce seeds following a masting pattern, they are not a stable food source over time, especially during the summer. In such inversion of shortage and agriculture are secondary food sources for ungulates (Abaigar 1993, Sáenz de Buruaga 1995, Herrero et al. 2006). The presence of such secondary food sources on the I.P. has increased due to the cultivation of maize (*Zea mays*), which provides a stable source of food and land cover for an average of 5-7 months each year when there is a shortage of food or fruits (Briedermann 1976, Onida et al. 1995, Schley & Roper 2003, Herrero et al. 2006, Schley et al. 2008), although these are not the 'traditional' habitats of wild boars. Unfortunately, as mentioned above, CORINE landcover cannot distinguish among types of irrigated crops, and the extent of cornfields is underestimated, especially at river basins such as the Duero-Ebro-Guadalquivir basin in Spain. It is precisely in these areas that the wild boar population has increased in close association with this crop, leading to an increase in hunting and highway collisions (Peris et al. 2005). For these reasons, due to the lack of information about

difference in land use and the existence of secondary food sources (e.g. maize crops), the map shows areas without wild boar, where in reality their presence has been observed (Fig. 1). As more information becomes available about maize and other food sources, we can further improve the population distribution maps of wild boar. Despite the lack of some data, the information included in this study is in fact extensive. Of particular note, comparing the results of this study (Figs. 1, 2) with the results of Palomo et al. (2007), based on the presence/absence of wild boar in Spain, we note that wild boar habitat distribution patterns are similar in both studies. Our current study however presents a larger area of potential habitat, most likely derived from a more accurate scale range data.

Our map of wild boar population density shows differences between adjacent territories within the same province or district (Fig. 3). This is surprising, since adjacent territories can be expected to share similar habitats and therefore similar resources. Such territories would therefore be expected to show the same hunting potential, but in fact, differences in hunting capacity (e.g. number of licenses) and intensity of hunting practices appear to give rise to observable differences in density. At the same time, the apparent differences between adjacent territories may reflect, at least in part, variations in hunting effectiveness that has been shown to differ from one region to another on the I.P. (Herrero 2003). Hunting effectiveness varies from northern to southern Iberia as a function of several factors including orography, traditions, or different hunting techniques (e.g. battue and montería, race and number of dogs),

however these factors have not been considered in this paper because the information is not available. In the same way some types of hunt management (i.e. supplementing feed to wild boars) have not been considered in the study but could increase the density of this species disproportionately. To summarize, all of the factors mentioned, combined with the lack of accurate data and information provided by different regions collected in different ways, could be a significant source of variation in the results. This point could not be addressed in this paper. This work has aimed to offer a first analysis of the population size, density and distribution of the wild boar on the I.P., sacrificing some local precision in order to model the effects of environment and hunting across the entire Peninsula. The approach developed here may be applicable to other EU countries and may help generate a population density and distribution map across Europe, allowing comparisons between countries. This approach and the specific results reported here for the I.P., may prove useful for guiding the monitoring and control of diseases for which the wild boar acts as a reservoir (e.g. epidemiological purposes such as target surveillance).

Acknowledgements

This work was financed by Research Agreement CC08-020 between the Spanish Ministry of Agriculture, Rural and Marine Environmental Affairs – National Institute of Agricultural and Food Research (MARM-INIA) and the ASFRISK EU Project. We would like to thank the Autoridade Florestal Nacional (AFN) of Portugal for providing wild boar hunting data.

Literature

- Abaigar T. 1990: Características biológicas y ecológicas de una población de jabalíes (*Sus scrofa* L., 1758) en el SE Ibérico. *Ph.D. Thesis, University of Navarra, Navarra, Spain.*
- Abaigar T. 1993: Régimen alimentario del jabalí (*Sus scrofa* L. 1758) en el sureste ibérico Doñana. *Doñana, Acta Vertebrata* 20: 35–48.
- Abaigar T., del Barrio G. & Vericad J.R. 1994: Habitat preferente of wild boar (*Sus scrofa* L., 1758) in a mediterranean environment. Indirect evaluation by signs. *Mammalia* 58: 201–210.
- Acevedo P., Escudero M.A., Munoz R. & Gortázar C. 2006: Factors affecting wild boar abundance across an environmental gradient in Spain. *Acta Theriol.* 51: 327–336.
- Acevedo P., Ruiz-Fons F., Estrada R., Márquez A.L., Miranda M.A., Gortázar C. & Lucientes J. 2010: A broad assessment of factors determining *Culicoides imicola* abundance: modelling the present and forecasting its future in climate change scenarios. *PLoS ONE* 5 (12): e14236. doi:10.1371/journal.pone.0014236.
- Baettig M. 1980: Contribution à la biologie et écologie du sanglier (*Sus scrofa* L.) dans le canton de Vaud. *Diplome en Zoologie, Université de Bale, Basel, Switzerland.*
- Baubet E., Touzeau C. & Brandt S. 1997: Les lombriciens dans le régime alimentaire du sanglier (*Sus scrofa* L.) en montagne. *Mammalia* 61: 371–383.
- Biotema S.L. 1990: El jabalí (*Sus scrofa*) en Guipúzcoa. *Informe Técnico Diputación Foral de Guipúzcoa, San Sebastián.*

- Boisaubert B. & Klein F. 1984: Contribution a l'étude de l'occupation de l'espace chez le sanglier (*Sus scrofa*) par capture et recapture. *Les colloques de l'INRA* 22. Toulouse, France.
- Boitani L., Mattei L., Morini P. & Zagarese B. 1992: Experimental release of captivity reared wild boar (*Sus scrofa*). In: *Ongulés/Ungulates 91. Proceedings of the International Symposium, Toulouse: 413–417.*
- Boitani L., Mattei L., Nonis D. & Corsi F. 1994: Spatial and activity patterns of wild boar in Tuscany, Italy. *J. Mammal.* 75: 600–612.
- Bratton P.S. 1975: The effect of the European wild boar, *Sus scrofa*, on Gray Beech forest in the Great Smoky Mountains. *Ecology* 56: 1350–1366.
- Briedermann L. 1971: Zur Reproduktion des Schwarzwildes in der DDR. *Tag-Ber. Dt. Akad. Landwirtsch. Wiss. Berlin* 113: 169–186.
- Briedermann L. 1976: Ergebnisse einer Inhaltsanalyse von 665 Wildschweinmäyer. *Zool. Gart.* 46: 157–185.
- Briedermann L. 1990: Schwarzwild. VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, 2nd edn. Neumann-Neudamm, Melsungen, Berlin.
- Bueno C.G., Barrio I., García-González R., Alados C.L. & Gómez-García D. 2010: Does wild boar rooting affect livestock grazing areas in alpine grasslands? *Eur. J. Wildlife Res.* 56: 765–770.
- Cahill S., Llimona F. & Gràcia J. 2003: Spacing and nocturnal activity of wild boar *Sus scrofa* in a Mediterranean metropolitan park. *Wildlife Biol.* 9 (Suppl. 1): 3–13.
- Caley P. 1997: Movement, activity patterns and habitat use of feral pigs (*Sus scrofa*) in a tropical habitat. *Wildlife Res.* 24: 77–87.
- EEA, European Environment Agency 2008: Dominant landscape types of Europe, based on CORINE land cover 2000. *European Environment Agency, Copenhagen. Accessed on 26 November 2010. <http://www.eea.europa.eu/data-and-maps/figures/dominant-landscapetypes-of-europe-based-on-corine-land-cover-2000-1>*
- EEA, European Environment Agency 2007: CLC2006 technical guidelines. EEA Technical report No 7/2007. *European Environment Agency, Kongens Nytorv 6, 1050 Copenhagen K., Denmark. ISBN 978-92-9167-968-3. Accessed on 26 November 2010. http://www.eea.europa.eu/publications/technical_report_2007_17*
- Fernández-Llario P. 1996: Ecología del jabalí en Doñana: parámetros reproductivos e impacto ambiental. *Ph.D. Thesis, University of Extremadura, Cáceres, Spain.*
- Fonseca C., Silva A., Alves J., Vingada J. & Soares A.M.V.M. 2011: Reproductive performances of the wild boar population in Portugal. *Eur. J. Wildlife Res.* doi: 10.1007/s10344-010-0441-6.
- Franzetti B., Scacco M., La Morgia V., Calmanti R., Calabrese A., Focardi S. & Riga F. 2010: Mission accomplished: assessment of wild boar populations across Italy. In: Defra & Fera (eds.), Book of 8th international symposium on wild boar and other suids, 37. *The Food and Environment Research Agency, York, United Kingdom. Accessed on 27 October 2010. <https://secure.fera.defra.gov.uk/wildboar2010/bookOfAbstracts.cfm>*
- Fruzinski B. 1995: Situation of wild boar populations in western Poland. *Ibex J. Mt. Ecol.* 3: 186–187.
- Garzón P. 1991: Biología y ecología del jabalí (*Sus scrofa* L., 1758) en el Parque Natural de Monfragüe. *Ph.D. Thesis, Universidad Autónoma de Madrid.*
- Garzón P., Palacios F. & Ibáñez C. 1983: Primeros datos sobre la alimentación del jabalí (*Sus scrofa baeticus* Thomas, 1912) en el Parque Nacional de Doñana. II Reunión Iberoamericana. *Cons. Zool. Vert. Cáceres:* 466–475.
- Genard M. & Lescouret F. 1985: Le sanglier (*Sus scrofa scrofa* L.) et les diasporas dans le sud de la France. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* 40: 343–353.
- Genov P. 1981a: Food composition of wild boar in north-eastern and western Poland. *Acta Theriol.* 26: 185–205.
- Genov P. 1981b: Significance of natural biocenoses and agrocenoses as the source of food for wild boar (*Sus scrofa* L.). *Ekologia Polska* 29: 117–136.
- Giménez-Anaya A., Herrero J., Rosell C., Couto S. & García-Serrano A. 2008: Food habits of wild boars (*Sus scrofa*) in a Mediterranean Coastal Wetland. *Wetlands* 28: 197–203.
- Gortázar C., Ferroglio E., Hofle U., Frölich K. & Vicente J. 2007: Diseases shared between wildlife and livestock: a European perspective. *Eur. J. Wildlife Res.* 53: 241–256.
- Grimal S. 1987: Production et devenir des faines, chataignes et glands de chêne vert en relation avec le sanglier dans le sud du Massif Central. *Mémoire de 3^{ème} année, Toulouse.*

- Groot Bruinderink G.W.T.A., Hazebroek E. & Voet H.V.D. 1994: Diet and condition of wild boar, *Sus scrofa scrofa*, without supplementary feeding. *J. Zool.* 233: 631–648.
- Herrero J. 2001: Adaptación funcional del jabalí (*Sus scrofa*) a un ecosistema forestal y a un sistema agrario intensivo en Aragón. *Ph.D. Thesis, Complutense University of Madrid, Spain.*
- Herrero J. 2003: Adaptación funcional del jabalí *Sus scrofa* L. a un ecosistema forestal y a un sistema agrario intensivo en Aragón. *Publicaciones del Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón. Serie Investigación* 41: 159.
- Herrero J., García-Serrano A., Couto S., Ortuño V. & García-González R. 2006: Diet of wild boar *Sus scrofa* L. and crop damage in an intensive agroecosystem. *Eur. J. Wildlife Res.* 52: 245–250.
- Höfle U., Gortázar C., Ortiz J.A., Knispel B. & Kaleta E.F. 2004: Outbreak of trichomoniasis in a woodpigeon (*Columba palumbus*) wintering roots. *Eur. J. Wildlife Res.* 50: 73–77.
- Janeau G. & Spitz F. 1984: L'espace chez le sanglier (*Sus scrofa* L.). Occupation et mode d'utilisation. *Gibier Faune Sauvage* 1: 73–89.
- Jansen A., Luge E., Guerra B., Wittschen P., Gruber A.D., Loddenkemper C., Schneider T., Lierz M., Ehlert D., Appel B., Stark K. & Nockler K. 2007: Leptospirosis in urban wild boars, Berlin Germany. *Emerg. Infect. Dis.* 13: 739–742.
- Keuling O., Lauterbach K., Stier N. & Roth M. 2010: Hunter feedback of individually marked wild boar *Sus scrofa* L.: dispersal and efficiency of hunting in northeastern Germany. *Eur. J. Wildlife Res.* 56: 159–167.
- Keuling O., Stier N. & Roth M. 2008: How does hunting influence activity and spatial usage in wild boar *Sus scrofa* L.? *Eur. J. Wildlife Res.* 54: 729–737.
- Keuling O., Stier N. & Roth M. 2009: Commuting, shifting or remaining? Different spatial utilisation patterns of wild boar *Sus scrofa* L. in forest and field crops during summer. *Mamm. Biol.* 74: 145–152.
- Lancia R., Nichols J.D. & Pollock K.H. 1994: Estimating the number of animals in wildlife populations. In: Bookhout T.A. (ed.), Research and management techniques for wildlife and habitats. *The Wildlife Society, Bethesda, Maryland, USA*: 215–253.
- Laskurian N.A., Egileor E. & Irizar I. 1991: El jabalí (*Sus scrofa*) en Bizkaia. Estimación del censo y distribución. *Informe interno de la Diputación Foral de Bizkaia.*
- Lemel J., Truvé J. & Söderberg B. 2003: Variation in ranging and activity behaviour of European wild boar *Sus scrofa* in Sweden. *Wildlife Biol.* 9 (Suppl.): 29–36.
- Lerános I. & Castián E. 1996: Evolución de la población del jabalí (*Sus scrofa* L., 1758) en Navarra (N Península Ibérica). *Miscel. lania Zoológica.* 19: 133–139.
- López R., López J., Gavela J., Bosch J. & Ballesteros C. 2010: Wild boar capture methodology (*Sus scrofa* Linnaeus 1758) in a suburban area: the case of Las Rozas de Madrid 2009 (central Spain). In: Defra & Fera (eds.), Book of 8th international symposium on wild boar and other suids, 62. *The Food and Environment Research Agency, York, United Kingdom. Accessed on 27 October 2010. <https://secure.fera.defra.gov.uk/wildboar2010/bookOfAbstracts.cfm>*
- Mackin R. 1970: Dynamics of damage caused by wild boar to different agricultural crops. *Acta Theriol.* 25: 447–459.
- Maillard D. & Fournier P. 1995: Effects of shooting with hounds on size of resting range of wild boar (*Sus scrofa* L.) groups in Mediterranean habitat. *Ibex J. Mt. Ecol.* 3: 102–107.
- Markina-Lamonja F.A. 1998: Estudio de las poblaciones de corzo (*Capreolus capreolus* L.) y jabalí (*Sus scrofa* L.) y análisis de su explotación cinegética en el territorio histórico de Álava. *Ph.D. Thesis, Departamento Biología Animal, Universidad de León, España.*
- Markina-Lamonja F.A. & Telletxea I. 2006: Ecología y territorialidad del jabalí en Álava. *Revista de la Asociación de Cotos de Caza de Álava* 11: 54–61. Accessed on 27 September 2010. <http://www.accazalava.es/Pdf/revista11/Jabal%ED.pdf>
- MARM 2007: Statistical Yearbook of Forestry 2007 from the Spanish Ministry of Environment, Rural and Marine Affairs (MARM). Accessed on 29 September 2010. http://www.marm.es/es/biodiversidad/temas/montes-y-politica-forestal/estadisticas-forestales/produccion_2007.aspx
- Marques S., Fonseca C., Rodrigues R. & Cancela J. 2010: Impact of roads on wild boar (*Sus scrofa*) populations in Central and Northern Portugal. In: Defra & Fera (eds.), Book of 8th international symposium on wild boar and other suids, 56. *The Food and Environment Research Agency, York, United Kingdom. Accessed on 27 October 2010. <https://secure.fera.defra.gov.uk/wildboar2010/bookOfAbstracts.cfm>*

- Massei G. & Genov P. 2004: The environmental impact of wild boar. *Galemys* 16: 135–145.
- Massei G., Genov P. & Staines B.W. 1996: Diet, food availability and reproduction of wild boar in a Mediterranean coastal area. *Acta Theriol.* 41: 307–320.
- Mauget R. & Sempere A. 1978: Comportement locomoteur determine par radiotraking chez deux ongulés sauvages en liberté: le chevreuil (*Capreolus capreolus* L.) et le sanglier (*Sus scrofa* L.). *Biol. Behav.* 3: 331–340.
- McIlroy J.C. 1989: Aspects of the ecology of feral pigs (*Sus scrofa*) in the Murchison area; New Zealand. *N. Z. J. Ecol.* 12: 11–22.
- Melis C., Szafranska P., Jedrzejewska B. & Barton K. 2006: Biogeographical variation in the population density of wild boar (*Sus scrofa*) in western Eurasia. *J. Biogeography* 33: 803–811.
- Neet C.R. 1995: Population dynamics and management of *Sus scrofa* in western Switzerland: a statistical modelling approach. *Ibex J. Mt. Ecol.* 3: 188–191.
- Nores C. 2010: Wild boar abundance and altitude. In: Defra & Fera (eds.), Book of 8th international symposium on wild boar and other suids, 47. *The Food and Environment Research Agency, York, United Kingdom.* Accessed on 27 October 2010. <https://secure.fera.defra.gov.uk/wildboar2010/bookOfAbstracts.cfm>
- Oliver W. & Leus K. 2008: *Sus scrofa*. In: IUCN 2010, IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.4. Accessed on 01 December 2010. <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/details/41775/0>
- Onida P., Garau F. & Cossu S. 1995: Damages caused to crops by wild boars (*S. scrofa meridionalis*) in Sardinia (Italy). *Ibex J. Mt. Ecol.* 3: 230–235.
- Onipchenko V.G. & Golikov K.A. 1996: Microscale revegetation of alpine lichen heath after wild boar digging: fifteen years of observations on permanent plots. *Oecologia* 5: 35–39.
- Packer J.J. & Birks J.D.S. 1999: An assessment of British farmers' and gamekeepers' experiences, attitudes and practices in relation to the European polecat *Mustela putorius*. *Mammal Rev.* 29: 75–92.
- Palomo L.J. & Gisbert J. 2002: Atlas de los mamíferos terrestres de España. *Dirección General de Conservación de la Naturaleza*, 588. *SECEM-SECEMU, Madrid, Spain.*
- Palomo J.L., Gisbert J., Blanco J.C. (eds.) 2007: Atlas de los Mamíferos terrestres de España. *Dirección General de Conservación de la Naturaleza*, 586. *SECEM – SECEMU, Madrid, Spain.*
- Peris S., Baquedano R., Sánchez A. & Pescador M. 2005: Mortalidad del jabalí (*Sus scrofa*) en carreteras de la provincia de Salamanca (no de España): influencia de su comportamiento social? *Galemys* 17 (1–2): 13–23.
- Plhal R., Kamler J. & Homolka M. 2010: Comparison of four methods for estimation of wild boar population density in forest environment. In: Defra & Fera (eds.), Book of 8th international symposium on wild boar and other suids, 41. *The Food and Environment Research Agency, York, United Kingdom.* Accessed on 27 October 2010. <https://secure.fera.defra.gov.uk/wildboar2010/bookOfAbstracts.cfm>
- Puigdefábregas J. 1980: Observaciones sobre la horadura del jabalí en ambiente forestal. *Publicaciones del centro Pirenaico de Biología Experimental* 12: 7–16.
- Rodríguez Berrocal J., Zamora Lozano J. & Media Blanco M. 1982: Hábitos alimenticios del jabalí: un condicionamiento para su explotación cinegética racional. *Archivos de Zootecnia* 31: 149–154.
- Rosell C. 1995: Wild boar *Sus scrofa*. In: Ruiz-Olmo I. (ed.), *The large mammals of Catalonia and Andorra. Lynx Edicions: 139–145. (in Catalan)*
- Rosell C. 1998: Biology and ecology of wild boar (*Sus scrofa* L., 1758) in two populations of the northeastern Iberian. *Ph.D. Thesis, Facultat de Biologia, Departament de Biologia Animal. Universitat de Barcelona, España.* Accessed on 26 November 2010. <http://www.minuartia.com/public/arees-de-biodiversitat-i-territori/pag,20/> (in Catalan)
- Rosell C., Carretero M.A. & Bassols E. 1998: Seguimiento de la evolución demográfica del jabalí (*Sus scrofa*) y efectos del incremento de presión cinegética en el Parque Natural de la Zona volcánica de la Garrotxa. *Galemys* 10 (NE): 59–73.
- Rosell C., Fernández-Llario P. & Herrero J. 2001: El jabalí (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758). *Galemys* 13: 1–25.
- Russo L., Massei G. & Genov P.V. 1997: Daily home range and activity of wild boar in a Mediterranean area free from hunting. *Ethol. Ecol. Evol.* 9: 287–294.
- Sáenz de Buruaga M. 1995: Alimentación del jabalí (*Sus scrofa castilianus*) en el norte de España. *Ecología* 9: 367–386.

- Sáenz De Buruaga M., Costa L. & Purroy F.J. 1991: Distribution and abundance of three wild ungulates in the Cantabrian Mountains of Northern Spain. In: Bobek B., Perzanowski K. & Regelin W.L. (eds.), *Global trends in wildlife management. 18th IUGB congress, Jagielloinan University, Krakow, Poland*: 627–630.
- Sáez-Royuela C. & Tellería J.L. 1988: Las batidas como método de censo en especies de caza mayor: aplicación al caso del jabalí (*Sus scrofa* L.) en la provincia de burgos (Norte de España). *Doñana, Acta Vertebrata* 15: 215–223.
- Sáez-Royuela C. 1987: Biología y ecología del jabalí (*Sus scrofa*) en Castilla La Vieja. *Ph.D. Thesis, Universidad Complutense Madrid, Spain*.
- Sáez-Royuela C. 1989: Biología y ecología del jabalí (*Sus scrofa*). *Ph.D. Thesis, Universidad Complutense Madrid, Spain*.
- Sáez-Royuela C. & Tellería J.L. 1986: The increased population of the wild boar (*Sus scrofa* L.) in Europe. *Mammal Rev.* 16: 97–101.
- Säid S., Tolon V., Brandt S. & Baubet E. 2011: Sex effect on habitat selection in response to hunting disturbance: the study of wild boar. *Eur. J. Wildlife Res.* *Doi: 10.1007/s10344-011-0548-4*.
- Salces J. & Markina-Lamonja F.A. 1992a: Revisión histórica de la caza en la Comunidad Autónoma Vasca. *Sustrai* 25: 62–64.
- Santos P., Mexia-de-Almeida L. & Petrucci-Fonseca F. 2004: Habitat selection by wild boar *Sus scrofa*, L. in Alentejo, Portugal. *Galemys* 16: 167–184.
- Sävberger L. 2010: National wildlife accident council. *Ph.D. Thesis, University of Agricultural Science Umeå, Sweden. (in Swedish)*
- Schley L. 2000: The badger *Meles meles* and the wild boar *Sus scrofa*: distribution and damage to agricultural crops in Luxembourg. *Ph.D. Thesis, University of Sussex, Sussex, United Kingdom*.
- Schley L., Dufrêne M., Krier A. & Frantz A.C. 2008: Patterns of crop damage by wild boar (*Sus scrofa*) in Luxembourg over a 10-year period. *Eur. J. Wildlife Res.* 54: 589–599.
- Schley L. & Roper T.J. 2003: Diet of wild boar *Sus scrofa* in western Europe, with particular reference to consumption of agricultural crops. *Mammal Rev.* 33: 43–56.
- Schmidt M., Sommer K., Kriebitzsch W.U., Ellenberg H. & Oheimb G. 2004: Dispersal of vascular plants by game in northern Germany. Part I: roe deer (*Capreolus capreolus*) and wild boar (*Sus scrofa*). *Eur. J. Forest* 123: 167–176.
- Singer F.J. & Ackerman B.B. 1981: Food availability, reproduction and condition of European wild boar in Great Smoky Mountains National Park. *Research Resources Management Report* 43: 1–52.
- Sodeikat G. & Pohlmeier K. 1999: Untersuchungen zum Wanderverhalten des Schwarzwildes in schweinepestgefährdeten Gebieten im östlichen Niedersachsen, Sachbericht 1998 an das Niedersächsische Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten. *Institut für Wildtierforschung an der Tierärztlichen Hochschule Hannover*.
- Sodeikat G. & Pohlmeier K. 2004: Escape movements of wild boar piglets (*Sus scrofa* L.) after trapping, marking and releasing. *Galemys* 16: 185–193.
- Spiecker D. 1969: Verlauf und Ausbreitung der Schweinepest (*Pestis suum*) in der Eifel in den Jahren 1963 und 1964. *Z. Jagdwiss.* 15: 144–151.
- Spitz F. 1999: *Sus scrofa*. In: Mitchell-Jones A.J., Amori G., Bogdanowicz W., Kryštufek B., Reijnders P.J.H., Spitzenberger F., Stubbe M., Thissen J.B.M., Vohralík V. & Zima J. (eds.), *The atlas of European mammals, 1999. Academic Press, London, UK*: 380–381.
- Spitz F., Janeau G. & Vallet G. 1984: Elements de démographie du sanglier (*Sus scrofa*) dans la région de Grésigne. *Acta Oecol.* 5: 43–59.
- Spitz F. & Vallet G. 1991: Etude démographique du languedoc. *Bull. Mens. De la O. N. C.* 159: 29–39.
- Tellería J.C. & Sáez-Royuela C. 1985: L'évolution démographique du sanglier (*Sus scrofa*) en Espagne. *Mammalia* 49: 195–202.
- Thurfjell H. 2011: Spatial behaviour of wild boar. *Ph.D. Thesis, Faculty of Forest Sciences Department of wildlife, Fish, and Environmental Studies, Swedish University of Agricultural Sciences Umeå, Sweden. Accessed on 17 May 2011. <http://pub.epsilon.slu.se/8077/>*
- Tilson R. & Nyhus P. 1998: Keeping problem tigers from becoming a problem species. *Conserv. Biol.* 12: 261–262.

- Valet G., Rosell C., Chayron L., Fosty P. & Spitz F. 1994: Régime alimentaire automnal du sanglier (*Sus scrofa*) en Ariège, France, et Catalogne, Espagne. *Gibier Faune sauvage* 11: 313–326.
- Vargas J.M., Farfán M.A. & Guerrero J.C. 2006: Comarcalización cinegética a escala regional: La experiencia piloto de Andalucía (Sur de España). *Ecología* 20: 415–434.
- Varin E. 1980: Chevreuil, Cerf, Sanglier. *De L'Oree. Bourndeax*.
- Vassant J., Brant S. & Jullien J.M. 1993: Influence du passage de l'autoroute A 5 sur les populations cerf-sanglier du Massif d'Arc-en-Barrois. 2 et dernière partie: cas population sanglier. *Bulletin Mensuel de l'Office National de la Chasse* 184: 24–33.
- Venero J.L. 1984: Dieta de los grandes fitófagos silvestres del Parque Nacional de Doñana. *Doñana, Acta Vertebrata* 2: 19–130.
- Vericad J.R. 1971: Estudio faunístico y biológico de los mamíferos del Pirineo. *Ph.D. Thesis, Publicaciones del Centro Pirenaico de Biología Experimental*.
- Vicente J., Maio E., Acevedo P., Barasona J.A., Soriguer R. & Sánchez Vizcaíno J.M. et al. 2010: Habitat use, field epidemiology and risk factors related to wild boar-livestock interactions in Spain. In: Defra & Fera (eds.), Book of 8th international symposium on wild boar and other suids, 12. *The Food and Environment Research Agency, York, United Kingdom*. Accessed on 27 October 2010. <https://secure.fera.defra.gov.uk/wildboar2010/bookOfAbstracts.cfm>
- Vingada J., Fonseca C., Cancela J., Ferreira J. & Eira C. 2010: Ungulates and their management in Portugal. In: Apollonio M., Andersen R. & Putman R.J. (eds.), European ungulates and their management in the 21st century, 2011. *Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom*: 392–418.

Can habitat suitability predict the presence of wild boar? Suitable land uses vs. georeferenced data in Bulgaria

Jaime BOSCH¹, Ana DE LA TORRE¹, Tsviatko ALEXANDROV², Irene IGLESIAS¹,
Alexandra MITEVA² and Maria J. MUÑOZ¹

¹ Epidemiology and Environmental Health, Animal Health Research Center CISA-INIA, 28130 Valdeolmos (Madrid), Spain; e-mail: jaime.bosch@inia.es

² Animal Health and Welfare Directorate, Bulgarian Food Safety Agency BFSa, Pencho Slaveikov Blvd 15A, 1606 Sofia, Bulgaria

Received 13 June 2014; Accepted 23 September 2014

Abstract. The aim of this work was to use standardized digital cartography of vegetation coverage to test whether or not the predicted range of habitat suitability for wild boar in Bulgaria coincides with the georeferenced/presence records of this species. The predicted range of habitat suitability based on potential biological resources in Bulgaria encompasses 13 land uses from the CORINE program, being “Broad-leaved forests” (23432 km²) the most representative. The total potential resources for wild boar correspond to 57.54 % of the country area. A high level of correlation (0.86) was found between inverse distance of wild boars presence and habitat suitability areas. A significant level of correlation (0.71, $p < 0.0001$) per Bulgarian region between area of habitat suitability category 2 (resources suitable for use as both food and shelter) and number of wild boar was also found.

Suitable wild boar habitat on borders appeared as the most relevant parameter for evaluating the risk of introduction of diseases by wild boar into the European Union from neighbouring countries. Despite being the longest (608 km), the Bulgaria-Romania border did not represent the most important corridor for wild boar since only 12.78 % of its surface is suitable habitat; the percentage of the importance of this border edges the passage of wild boar is 20.63 %. The Bulgaria-Macedonia (FYROM) border must be regarded as the most important passageway for wild boar (96.88 %), with 148 km of border and 12.34 % of its surface area of suitable habitat. Our findings could be highly useful for developing adequate strategies for wildlife management practices on large spatial scales, as well as for the control of wildlife and its habitats (territorial integration and spatial planning according to the casuistry of the zone), and relationships between wildlife and other human interests.

Key words: *Sus scrofa*, wildlife passage, spatial distribution, natural shared border, wildlife management

Introduction

Mapping and modelling the habitat distribution of wild animal species is increasingly important for a number of management and decision-making reasons (Aspinall et al. 1998). In the case of a wild boar (WB) population (*Sus scrofa* L.), it is especially important to be able to quantify the spatial distribution of suitable habitat on a large spatial scale to implement strategies that will minimize the economic and ecological impacts of this species on conservation management, animal health and hunting. In recent years a need has arisen in the field of animal health for improved knowledge of WB populations in Bulgaria. The eradication of animal diseases such as classical swine fever shared by domestic pigs and wild boars has prompted exhaustive sampling efforts in WB populations.

Additionally, the recent appearance of the threat of African swine fever (ASF) (currently endemic in the Russian Federation), which can potentially cross national boundaries due to movements by wild boars (De la Torre et al. 2013), requires accurate knowledge of the location and density of wild boars in order to design active surveillance and control plans that will avoid the introduction and spread of this disease in Bulgaria. Imperfect surveying and incomplete biological records are inherent to models of wildlife distribution. However, certain tools such as statistical and spatial methods can cover these gaps and be applied to wildlife-environment relationships. According to Kearney (2006), “habitat” is defined as the physical characteristics of the place where an organism potentially lives and thus a habitat suitability

(HS) model is a projection of a suitable habitat for that organism. Vegetation cover has a major influence in the distribution of an animal species since it determines a terrain's ability to supply food and/or shelter for animals. Therefore, vegetation cover is a limiting factor for the spread of a species (Herrero et al. 2006). Remote sensing variables such as land use or vegetation coverage have been tested and applied to animal habitat modelling and generally improve the accuracy of the habitat model together with other environmental variables (Bradley & Fleishman 2008, Pettorelli et al. 2011). Depending on the species and target modelling study, some environmental variables are much more important and representative than others. In the case of the WB, the land use or vegetation cover indirectly incorporates and expresses other variables such as climatic, altitude, anthropogenic, etc. and it is valuable to predict spatially their distribution, presence or even their absence in the territory with a high accuracy.

In recent decades, improvements in and the greater availability of geographic information system technology and geospatial information have ensured that work on larger spatial scales is now feasible (Foody 2008). Standardized digital cartography of vegetation coverage such as the CORINE land cover database (EEA 2006) and the Global Land Cover Map-GlobCover (ESA 2009) guarantee cost-effective results (Belongie 2008). On the basis of habitat use by vertebrates such as WB, these databases are now able to offer information on where in a particular area a species is most likely to be found. However, in order to define WB habitat on a large scale, land uses must be selected with biological criteria in mind that are related to the ecological requirements of the species, that is, food and shelter. Bosch et al. (2012) assigned weights using the importance of land use for food and shelter on a map of suitable WB habitat in the Iberian Peninsula.

Aside from the usefulness of vegetation coverage in the study of the distribution of a wildlife species, the use of information derived from hunting bags wherever hunting is a common practice is very practical way of knowing the estimating abundances and densities of WB (Sáez-Royuela & Tellería 1986, 1988, Spitz & Vallet 1991, Lancia et al. 1994, Boitani et al. 1995, Honda & Kawauchi 2011).

The collating of hunting databases and presence data (coordinates) in hunting territories is a common procedure in many countries that use surveillance programs to control diseases in which game animals are implicated. The combination of the coordinates

of geolocation and the use of standardized vegetation coverage could help in the analysis of suitable habitat as a mean of determining the distribution of an animal in a certain territory.

A large variety of methods that use ecological niche model and species distribution models are available for modelling distributions (Guisan & Zimmermann 2000, Chen & Peterson 2002, Peterson & Shaw 2003, Benito de Pando & Peñas de Giles 2007, Pereira & Groppo 2012, Chunco et al. 2013). Depending on the goals of the modelling exercise, each method requires different kind of data – presence/absence data (Guisan et al. 2002) or presence-only data (Phillips et al. 2006) – and each has an associated level of precision and margin of error (Lobo et al. 2008, 2010). Nevertheless, these methods also have drawbacks such as the difficulty of extrapolating and comparing results between different methodologies and areas of study (Jiménez-Valverde 2012, Wenger & Olden 2012).

To our knowledge, neither the ecological niche model nor species distribution models have been applied to WB, in part due to the species' extensive, wide-ranging habitat preferences and because the georeference absence records of the species are not available and estimating them accurately is difficult. Thus, the use of standardized land-use mapping on a large spatial scale to develop knowledge of suitable habitat offers not only the possibility of extrapolating to a large study area in which information on the WB is deficient, but also the possibility of comparing regions within the same country or between countries in which standardized information on land cover be defined. HS provides a biological interpretation of the vegetation resources related to existing land use or land cover and so the probability of developing biased models will be reduced and the overall model of interpretation and application will be improved (Bradley et al. 2012).

Furthermore, HS can be applied to identify wildlife-livestock interfaces and define potential hotspots on national or regional levels (<http://www.svepm.org.uk/posters/2013/de%20la%20Torre.pdf>). Likewise, HS can be employed to detect suitable habitat for WB along borders, a relevant risk parameter in an evaluation of the possibility of disease introduction by WB into neighbouring countries (De la Torre et al. 2013).

The main objective of this work was to evaluate the statistical association between suitable habitat for WB and presence records of the species in Bulgaria. This involves investigating whether the predicted HS of the considered species (WB) coincides with the

occurrences of WB presence records for this area, a question that has to date been rarely examined. To answer this question, we focused on Bulgaria since estimating number of WB (counted data by hunters based on tracks) from several spring seasons and plentiful georeferenced presence records for WB are available from this country.

First, we elaborated a HS map of WB in Bulgaria and a unified habitat map, taking into account the home range of WB. Second, we analyzed the sites in which presence determined by georeferenced data coincided with suitable habitat to generate statistics to help evaluate this relationship. Third, we created an application for the HS map that focuses on the importance of borders in the passage of WB between Bulgaria and Greece, Macedonia (FYROM), Romania, Serbia and Turkey. The results presented here may help focus and design surveillance and control plans for significant diseases such as ASF, which could potentially be introduced by WB moving from infected neighbouring countries.

Material and Methods

Study area

Bulgaria has a surface area of 111903 km² and lies between latitudes 40° and 45° N in southeast Europe. It is bordered to the north by Romania, to the south by Greece and Turkey, to the west by Serbia and the Former Yugoslav Republic of Macedonia (FYROM), and to the east by the Black Sea.

Geographically, Bulgaria is characterized by the presence of the Danubian plain in the north and the Central System of the Balkan Mountains in the centre of the country that exceed 2000 meters in altitude. The Rhodope massif in the southwest is characterized by rounded peaks devoid of vegetation that reach more or less the same height as the Balkan Mountains. In the southeast lies Thrace, characterized by croplands and part of the Strandzha Mountains. Approximately 35 % of Bulgaria is covered by forests and woodlands: to the north of the Balkan Mountains the typical vegetation consists of mixed forests of conifers and broad-leaved trees with species such as beech, hornbeam and various coniferous. In the plains of the Danube valley, meadow steppe is found due to the low rainfall. In the south, Mediterranean species of tree such as *Quercus ruber* and *Quercus ilex* appear.

WB presence data (georeferenced records)

WB presence data (GPS coordinates in longitude and latitude) of the places where WB are shot have been provided by local official vets (Animal Health

and Welfare Directorate, BFSA). They correspond to data from two studies of surveillance of infectious diseases (FMD and CSF) performed in the Bulgarian countryside and were collected for two years (2011-2012). The georeferenced presence data consists of 5125 records of which 2452 were associated with a single-value sampling (one WB per record). The data are distributed from all 28 Bulgarian regions (217 out of 263 municipalities). There are no differences in hunters' strategies in the different municipalities.

WB population data

Estimated population data for each of the 28 Bulgarian regions (2006-2012) were gathered from the State Forestry Agency dependent on the Ministry of Agriculture and Food of Bulgaria. A continual increase in the estimated WB population was observed over time (2006-2012) and around 20000 animals were hunted in each year of this seven-year period. The most recent data (2012) were selected for this study because they coincide with the date of vegetation cover data and expresses the best wild boar population trend collection for all sampling years in this territory. A total of 79281 WB were detected in Bulgaria in the spring of 2012. These data corresponded to the number of WB counted by hunters in regions where tracks and other evidences of WB presence had been previously reported.

Potential WB habitat based on potential resource value (PRV) in Bulgaria

As previously described, the map of HS reflects the distribution of WB (since it constitutes the basis of their biological requirements). A literature review by Bosch et al. (2012) considered ground cover and wooded areas to be suitable WB habitat since they provide a vital resource, diet and/or shelter. For this purpose, the CORINE program (EEA 2000, 2006), which contains ground cover (land use) information along standardized European Union guidelines to a spatial resolution of 1 ha, was employed. Following Bosch et al. (2012), we assigned weights to layers of land use. A categorical value was assigned to each potential resource according to the methodology of the aforementioned study (which was based on scientific literature, statistical analysis and expert opinion). In Bulgaria, a value of 2 was given to a location if it had resources suitable for use as both food and shelter, a value of 1 if it only had one of these two resources, and 0 if it possessed neither resource (unsuitable for food or shelter) (similar to Bosch et al. 2012). From a biological and natural standpoint, this third category

could be considered as a WB passage, used neither for food nor shelter, but very close (usually less than 1 km) to land suitable for WB and, compared to other land uses, unaltered by human action. Finally, unfavourable terrains (UT) for WB derived from incompatible land uses for this species – built-up areas and certain types of agricultural areas that are highly anthropized and relatively distant from land suitable for WB – were excluded from the study. Ultimately, 13 land uses were selected for delimiting the HS in Bulgaria from the CORINE program.

Home range and unified habitat (HR and UH)

Literature on WB movements based on radiolocation, radiotelemetry and breeding habits was reviewed by Bosch et al. (2012) in order to select the most “natural” data, unbiased by anthropic factors such as intense pressure from hunters or by seasonal biological necessities such as mating, searches for food or water in times of drought. The distance roamed by WB under normal conditions has been calculated as two linear kilometres in a number of different geographic regions (Maillard & Fournie 1995, Soidekat & Pohlmeier 2004, Markina-Lamonja & Telletxea 2006, Keuling et al. 2010, Podgórski et al. 2013). Therefore, fragmented patches of suitable land areas in CORINE (EEA 2006) situated at a distance of 2 km or less from each other were merged together into a unified habitat (UH) in order to provide a more realistic idea of the areas in which the WB population is distributed. Water bodies and watercourses in CORINE (EEA 2006) were considered as UH too.

Statistical analysis

- Association between habitat suitability (HS) and georeferenced presence records of species. The probability of association between WB locations (georeferenced records) and each habitat suitability category was analysed using a Pearson’s Chi-squared test. The Spearman correlation was used to relate the inverse distance of WB presences to suitable habitat areas (categories 2, 1 or 0). The distances from suitable habitat areas for WB located outside these areas were tabulated into a histogram with distance groups with a maximum of 3 km.
- Association/concordance per region between the surface area of habitat suitability (HS) categories and WB population data. A Spearman correlation was used to examine the concordance between estimated WB population data and the surface areas of HS categories at regional level.
- Suitable WB habitat along the Bulgarian borders

with other countries. Suitable habitat on the border (SH) was defined as the surface area (km²) with vegetation coverage suitable for WB along the Bulgarian border with neighbouring countries. The HS was obtained from CORINE (EEA 2006) (except for Greece, which only has the EEA 2000 version) considering the same land uses as described above. Potential resources that provide food and/or shelter for WB included in a buffer area extending 10 km inland from the border with each country were based on the average movement of 10.38 km + 2.84 km for wild boars of at least 17 months of age (Keuling et al. 2010). To quantify the importance of the borders with Romania, Greece, Serbia, Turkey and FYROM, the surface area of the suitability of habitat for WB extending 10 km inland from the border relative to the total area (SH + UT) was quantified for each of the countries sharing the border.

Geographical areas where physical barriers complicate or limit WB movement, such as highways which produce fragmentation in the terrain (Gurrutxaga & Saura 2014), were not taken into account especially due to the lack of spatial data of wildlife crossings structure associated to this kind of road allowing connectivity of land fragmented. Other barriers as rivers or water bodies could affect movements of the majority of the forest mammals depending on their different dispersal abilities (Bowman et al. 2002, Gurrutxaga et al. 2011). However, these type of barriers do not interfere the movement of WB, fact which was considered. For example, the northern border of Bulgaria is bordered by the River Danube, the natural border with Romania. The border follows the course of the Danube for 471.6 km as far as the town of Silistra in the northeast of the country and is approximately 800 meters wide. WB have been described as excellent swimmers and thus are able to regularly cross rivers and lakes (Leaper et al. 1999), sometimes accompanied by piglets, and even swim in coastal bays and out to sea (William 1993). They can cross water bodies and swim significant distances between islands (Albarella et al. 2006) up to 7 km apart (William 1993). This is regularly observed in summer and autumn by local Bulgarian hunters and forestry officers and, in fact, WB with GPS collar have been recorded as crossing the River Danube on two occasions (T. Alexandrov, pers. comm.). Moreover, WB are abundant on the islands in the Danube. Under these conditions we assumed that there was continuous habitat between the two countries. On the other hand, the Bosphorus Strait does not directly affect our study as natural barrier limiting the movement of the

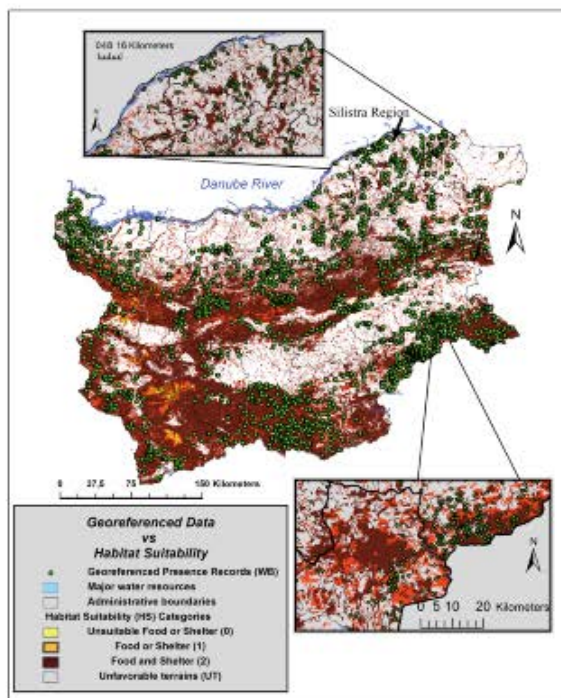


Fig. 1. Map of potential habitats for wild boar in Bulgaria based on an analysis of potential resources. Suitability for supporting wild boar assessed with CORINE by assigning potential resource values (PRVs) of 0 (unlikely suitable for food or shelter), 1 (suitable for food or shelter), or 2 (suitable for both food and shelter). White areas represent unfavourable terrains (UT). Georeferenced presence records of wild boar overlain on suitable habitat for the species in Bulgaria.

wild boar because we only took 10 km inland from the Bulgarian border. We only considered the part of Turkey which border on Bulgaria on one side of the Bosphorus Strait.

All statistical analysis were conducted using Excel (Microsoft® Office 2003-2007) and SPSS v15.0 (SPSS Inc., 1989-2006). Spatial analysis and mapping results of WB on land use, presence data and the distances from suitable habitat areas for WB, habitat suitability, unified habitat and in the shared border in Bulgaria, were performed using ArcGIS 9.3 (ESRI®).

Results

Potential (WB) habitats based on potential resource values (PRV) in Bulgaria

Of the nineteen land uses playing a role as potential resources for WB (Bosch et al. 2012), only thirteen are represented in Bulgaria and are summarized in Table 1. The most representative of these land uses is the "Broad-leaved forest" (Grid_Code 23) with 23432 km² followed by "Land principally occupied by agriculture" (Grid_Code 21) with 10137 km². Areas

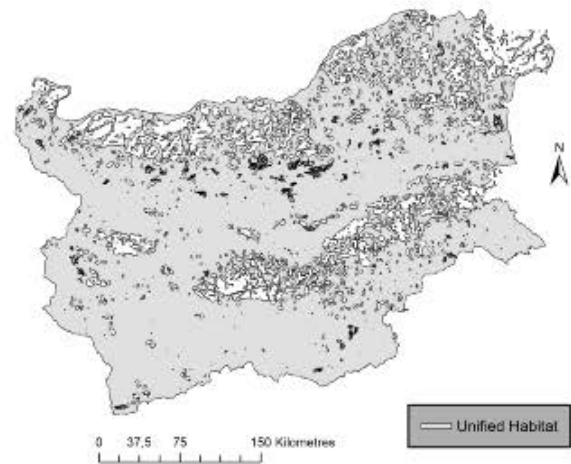


Fig. 2. Map of unified habitat for wild boar in Bulgaria obtained by applying a home range of 2 km to potential resources (considering water bodies and water courses).

with potential resources for WB correspond to 57.54 % of the total surface area of the country. Potential habitat for WB in Bulgaria based on potential resource values is depicted in Fig. 1 which also shows the georeferenced presence records of WB overlain on suitable habitat for the species in Bulgaria. According to UH (Fig. 2), the percentage of surface area in which WB can roam extends for 90000 km² or 80 % of the total surface area of the country. Potentially, two-thirds of Bulgaria could be occupied by WB and these animals are absent from just 21903 km² or a quarter of the country's surface area. In terms of the vegetation resources, a total surface area of 63850 km² was found to be adequate for WB, with 52783 km² providing both food and shelter and 10517 km² either food or shelter. The surface area that was not used for food or shelter (unsuitable for food or shelter), but which was very close to land suitable for WB and little alternated by human action, covered 549 km². The rest of the surface area in Bulgaria of UT for WB covers 48053 km² and contains no potential appropriate land use for WB from a biological, natural and conservative standpoint.

Statistical analysis

– Association between habitat suitability (HS) and georeferenced presence records of the species. A high level of correlation (Spearman correlation coefficient of 0.86) was found between an inverse distance of wild boar presences and habitat suitability areas (categories 2, 1 or 0). Suitability areas included 69.6 % of the locations for WB; 59.8 %, 9.4 % and 0.4 % of the locations coincided with suitability zones

Table 1. Land uses selected as potential habitat for wild boar in Bulgaria according to the CORINE program. Potential resources (Grid_Code) for wild boar, potential resource values (PRV) and surface areas.

Potential resource (CORINE)	Grid_Code	PRVs	Surface area (km ²)
Land use label			
Pastures	18	1	4148.56
Complex cultivation patterns	20	1	2043.15
Land principally occupied by agriculture, with significant areas of natural vegetation	21	2	10137.65
Broad-leaved forest	23	2	23432.41
Coniferous forest	24	2	5364.64
Mixed forest	25	2	6405.63
Natural grasslands	26	1	4014.81
Moors and heathland	27	1	316.37
Transitional woodland-shrub	29	2	7454.47
Beaches, dunes, sands	30	0	15.61
Bare rocks	31	0	124.46
Sparsely vegetated areas	32	0	405.64
Burnt areas	33	0	3.7
All	Σ	-	63867.1

Table 2. Surface areas and percentages of SH and UT on borders of Bulgaria, and linear kilometres of borders between Bulgaria and neighbouring countries.

Country border	(SH + UT) km ² (%*)	(SH) km ² (%*)	(UT) km ² (%*)	Linear km of borders (%)	(SH)/(SH + UT) Percentage in buffer/borders**
Bgr-Gr	7432.82 25.44	6276.93 35.05	1155.89 10.22	494 (27.32)	84.45
Bgr-Mac	2280.69 7.81	2209.48 12.34	71.21 0.63	148 (8.19)	96.88
Bgr-Rom	11096.54 37.99	2289.11 12.78	8807.43 77.91	608 (33.63)	20.63
Bgr-Serb	4969.89 17.01	4381.77 24.47	588.12 5.20	318 (17.59)	88.17
Bgr-Tur	3431.45 11.75	2749.38 15.35	682.07 6.03	240 (13.27)	80.12
Total	29211.39 100	17906.67 61.3	11304.72 38.7	1808 100	

(SH) – Suitable habitat of wild boar in shared border.

(UT) – Unfavourable terrain for wild boar in relation to incompatible land use for the species along borders.

*% is expressed as the percentage of the total value for each parameter along border (SH + UT, SH or UT respectively).

** The percentage of importance of each border with Bulgaria for the passage of WB. Surface area of border of the suitable habitat (SH) for WB relative to the total area (SH + UT) of this shared. Percentage in buffer/borders = km² (SH)/km² (SH + UT).

2, 1 and 0, respectively, thereby confirming the accuracy of the classification into the three suitability categories. It should be noted that 30.4 % of WB were located outside the suitability zones, the majority of which (81 %) were located less than 0.5 km from a suitability area, either category 2, 1 or 0 (Fig. 3).

– Association/concordance per region between surface area of habitat suitability (HS) categories and WB population data. The Spearman correlation coefficients were 0.51 ($p < 0.005$) and 0.71 ($p < 0.0001$) for suitability categories 1 and 2, respectively,

thereby showing a significant level of correlation at regional level in Bulgaria.

– Suitable habitat of wild boar (WB) along the Bulgarian borders (SH) with other countries. The surface area of the buffer zone along shared borders (Fig. 4) is 29211.39 km², corresponding to 61.3 % and 38.7 % of SH and UT, respectively (Table 2). An analysis of the surface area of SH for WB on the border between Bulgaria and all of its neighbouring countries (an area of 17906.67 km²) reveals that the most representative land use is “Broad-leaved forest” (Grid_Code 23) with

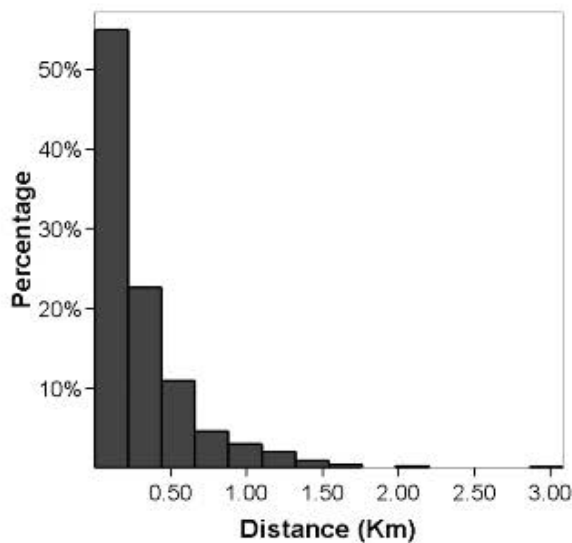


Fig. 3. Histogram of the distances to nearest suitability area of wild boar habitat for locations outside suitability areas (in distance groups with a maximum of 3 km).



Fig. 4. Suitable habitat for wild boar along Bulgaria's borders with other countries.

7494.20 km² (41.85 %), followed by “Land Principally occupied by agriculture with significant areas of native vegetation” (Grid_Code 21), with 2378.99 km²

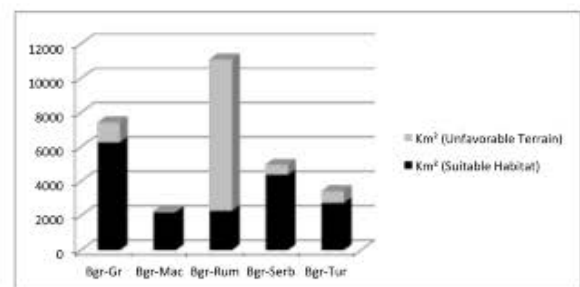


Fig. 5. Surface area of frontiers between Bulgaria and Greece, Macedonia (FYROM), Rumania, Serbia, and Turkey.

(13.29 %), and “Transitional woodland-shrub” (Grid_Code 29), with 2287.82 km² (12.78 %) (Table 3). Other land uses such as “Sclerophyllous vegetation” are virtually non-existent, only covering about 8 km² along the border with Greece.

Despite being the country's longest (608 km), the Bulgaria-Romania border does not represent the most important passageway for WB since only 12.78 % of its surface area is SH. By contrast, the border between Bulgaria and FYROM (148 km) is almost all suitable habitat on the borders with Romania and FYROM cover similar surface areas (2289 km² and 2209 km², respectively) (Table 2), which indicates that the Bulgaria-Romania border – but not the Bulgaria-FYROM border – has a large area of UT (Fig. 5). Thus, the percentage of SH in this latter border area relative to the total area is the greatest and more diverse for all land uses, with the highest relative importance percentage for the passage between countries (96.88 %) (Table 2) and should be regarded as the most important passageway for WB. The analysis of the percentage of SH on borders shows that the relative importance for the passage of WB between countries was as follows: Macedonia (96.88 %), Serbia (88.17 %), Greece (84.45 %), Turkey (80.12 %) and Romania (20.63 %) (Table 2).

Discussion

This study demonstrates the potential use of mapping and modelling the habitat distribution of species such as WB on a large spatial scale. The statistical analysis studying the association between HS and georeferenced presence records of WB show that there is a high level of correlation between the inverse distance of WB to suitable areas and the presence categories (correlation coefficient of 0.86). Moreover a significant level of correlation (0.71, $p < 0.0001$) per region (in Bulgaria) between the surface area of HS category 2 and WB population was also found. This information could be highly useful for developing adequate strategies for wildlife management on a large spatial scale when, for

Table 3. Land use of suitable habitat for wild boar along Bulgaria's borders with other countries.

Label	Grid_Code	PR*	Suitable habitat for wild boar along the Bulgarian borders with other countries (countries border)					Shared Borders (Bgr) km ² (%)
			Bgr-Gr km ² (%)	Bgr-Mac km ² (%)	Bgr-Rom km ² (%)	Bgr-Serb km ² (%)	Bgr-Tur km ² (%)	
Pastures	18	1	52.57 (0.84 %)	125.07 (5.66 %)	462.37 (20.20 %)	118.88 (2.71 %)	52.43 (1.91 %)	811.33 (4.53 %)
Complex cultivation patterns	20	1	110.53 (1.76 %)	168.05 (7.61 %)	206.03 (9 %)	308.31 (7.04 %)	32.76 (1.19 %)	825.68 (4.61 %)
Land principally occupied by agriculture, with significant areas of natural vegetation	21	2	779.31 (12.42 %)	296.84 (13.43 %)	391.75 (17.11 %)	528.26 (12.06 %)	382.83 (13.92 %)	2378.99 (13.29 %)
Broad-leaved forest	23	2	2308.49 (36.78 %)	690.24 (31.43 %)	904.53 (39.51 %)	2046.28 (46.70 %)	1544.67 (56.18 %)	7494.20 (41.85 %)
Coniferous forest	24	2	673.36 (10.73 %)	201.89 (9.14 %)	0.69 (0.03 %)	157.40 (3.59 %)	32.50 (1.18 %)	1065.83 (5.95 %)
Mixed forest	25	2	669.19 (10.66 %)	212.16 (9.60 %)	2.69 (0.12 %)	207.12 (4.73 %)	128.27 (4.67 %)	1219.42 (6.81 %)
Natural grasslands	26	1	280.20 (4.46 %)	236.30 (10.69 %)	74.79 (3.27 %)	417.27 (9.52 %)	234.01 (8.51 %)	1242.57 (6.94 %)
Sclerophyllous vegetation	28	2	423.37 (6.74 %)	0.17 (0.01 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	423.55 (2.37 %)
Transitional woodland-shrub	29	2	868.62 (13.84 %)	277.01 (12.54 %)	227.43 (9.94 %)	572.89 (13.07 %)	341.87 (12.43 %)	2287.82 (12.78 %)
Beaches, dunes, sands	30	0	1.40 (0.02 %)	0 (0 %)	18.81 (0.82 %)	10.46 (0.24 %)	0.04 (0 %)	30.72 (0.17 %)
Bare rocks	31	0	0.54 (0.01 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	3.83 (0.09 %)	0 (0 %)	4.37 (0.02 %)
Sparsely vegetated areas	32	0	109.35 (1.74 %)	1.76 (0.08 %)	0 (0 %)	11.07 (0.25 %)	0 (0 %)	122.18 (0.68 %)
Total			6276.93	2209.48	2289.11	4381.77	2749.38	17906.67

PR* – Potential resource. Vegetation that acts as a "potential resource" provides food and/or shelter for wild boar. Categories 2 (food and shelter), 1 (food or shelter) and 0 (neither food nor shelter).

example, it is important (a) to know the relevance of shared borders as the passageway for WB, (b) to conduct effective census in a region such as Bulgaria for different conservation management strategies (e.g. location of traps in strategic places that wild boars pass through), (c) to design and select locations for active sampling control strategies in animal health, (d) to make hunting more effective in areas with greater resources for WB, and (e) to control wildlife and its habitats (territorial integration and spatial planning in terms of the nature and the casuistry of the zone) and relationships between wildlife and other human interests (e.g. contact between wildlife and livestock, crop damage and road traffic accidents caused by collisions).

Modelling the distribution and abundance of WB is a challenge since it requires making assumptions that take into account the availability of data for developing models that synthesize on a large spatial scale the most important and representative

variables and define the distribution, abundance and interaction of WB with their environment. As basic factors, vegetation cover plays an important role in the distribution of an animal species and is a limiting factor for the spread of a species as WB (Markina-Lamonja 1998, Herrero et al. 2006). Therefore, of all the methodologies available for estimating the distribution of WB on a large spatial scale, we chose to generate a habitat quality suitability index based on land use (standardized vegetation).

Potential wild boar (WB) habitats based on potential resource value (PRV) in Bulgaria and unified habitat (UH)

An important tool to solve the lack of data related to spatial distribution of the WB habitat is the use of databases and standardized digital cartography of vegetation coverage such as the CORINE land cover (EEA 2006) on a large spatial scale. This land

cover has proven useful for analysing the potential distribution of WB in other countries (Massolo et al. 2007, Bosch et al. 2012, Podgórski et al. 2013). The latest version (17,12/2013) was used in this study and is more complete than older versions since it updates changes in land use to the present day and has mapped more countries. The only disadvantage is that Greece has not yet been updated and so the 2000 version was also used to be able to include Greece.

The HS defines directly the distribution of WB on a scale of 100 × 100 m using vegetation cover and indirect resources linked to environmental variables – ecoclimatic variables, topography, cartography/geographic – that condition WB distribution, and also considers the anthropic changes in land use that govern its distribution (Merli & Meriggi 2006).

Thanks to the georeferenced records of WB along the Bulgaria border that reveal the real presence of species, we have detected a direct relationship with the HS developed in this study. The statistical results show that the suitable areas (permanent vegetation patches) coincide with 69.6 % of trapping locations for WB in Bulgaria. Only 30.4 % of WB locations were outside the suitability zones; the maximum distance from suitability zones was 3 km (one record), the majority (81 %) being located less than 0.5 km from the suitability area (Fig. 4). These 30.4 % of locations outside the HS are mainly associated with agricultural areas (arable land, non-irrigated arable land). The edges around the HS are also a temporary source of food and shelter and can act as a passage (corridors), thereby affecting WB behaviour patterns (Sáez-Royuela & Tellería 1986, Keuling et al. 2009, Podgórski et al. 2013) and increase densities due to their high intrinsic capacity for population growth and their dependence on resources (Massei & Genov 2004, Cahill & Llimona 2004). In agroecosystem areas, HS is principally used as shelter (as natural foods are of little importance), while agricultural crop areas are used as artificial food source or supplementary feeding in certain periods of the year. These patterns and changes have been observed in WB in agroecosystems in the Spanish Ebro Valley (Herrero et al. 2006) and in other agricultural areas such as the Danube Plain (Genov 1987). For example, the adaptation of the species to supplementary feeding also increases the reproductive success of females (Neet 1995, Herrero et al. 2006) by leading to earlier reproduction and shorter reproductive cycles, a factor that is considered to be one of the main causes of the increasing densities of WB in Europe (Andrzejewski & Jezierski 1978, Sáez-Royuela & Tellería 1986,

Fruzinski 1995, Bieber & Ruf 2005, Geisser & Reyer 2005). Alexandrov et al. (2011) conducted a study in an oak forest, a very suitable habitat for WB, that was surrounded by crops (mainly maize). They obtained high densities that would explain the similar high density obtained in a previous study in northern Bulgaria given that agriculture provides a potentially important food resource and the shelter areas (in this case, the oaks) are at saturation point in terms of the WB population. It is very important to know where high densities of WB can be found and also where they can be trapped more efficiently. In Bulgaria, trapping to reduce the WB population is very effective because exclusive refuge areas around patches near vegetation (forest islands) are selected and WB populations are reduced or eliminated over many square kilometres (Herrero et al. 2006) due to this animal's great reliance on this resource (Cahill & Llimona 2004). This trapping technique will decrease WB density (Alexandrov et al. 2011, EFSA 2014) and avoid potential migration to other areas.

In terms of the distance between separate roaming areas needed to create a UH, 2 km is a good conservative estimate for the movements undertaken by these animals. Other authors in other European countries (Boisaubert & Klein 1984, Briedermann 1990, Maillard & Fournie 1995, Caley 1997, Soidekat & Pohlmeier 1999, 2004, Markina-Lamonja & Telletxea 2006, Keuling et al. 2010) have estimated similar ranges with a small degree of variability. More recently (Jerina et al. 2014) determined that the maximum distance from a capture site with GPS-collared animals was 2.4-8.9 km (average 5.1 km), and gave a specific evidence of long-distance dispersal by WB. Most type of hunting techniques affect the behaviour of WB with implications for their movement and habitat use, but are not easily driven out their home range (Thurfjell et al. 2013). In a European context, the most representative average for minimum WB movements has been given as 2 km. The unified habitat map (Fig. 2) obtained in this study was similar to that of previous studies such as the IUCN distribution map for the Euroasian zone (Oliver & Leus 2008) (other than in some areas in northwest and southeast Bulgaria). Our current study, however, offers a larger area of potential habitat throughout the country, most likely a result of our use of a more accurate scale for the range data.

One of the advantages of HS – but also by UH – is its ability to detect on a large spatial scale at high definition the boundaries between natural environments and artificially created environments. It can also locate

areas of transit or temporary use in which conflicts can cause damage to agriculture by their proximity to HS; this can also lead to traffic accidents caused by WB movements between locations with potential resources or by WB migration routes between forests (Caley 1997, Geisser & Reyer 2005, Herrero et al. 2006, Colino et al. 2012). When HS is compared with UH in Bulgaria it is clear that the latter is represented by agricultural areas, forest and semi-natural areas; HS covers 57.06 % of the total surface area of the country (Fig. 1), while UH (Fig. 2) with a greater WB distribution encompasses 80 % (90000 km²) of the country's surface area.

Suitable habitat (SH) of wild boar (WB) along the Bulgarian borders with other countries

Specific suitable land use characteristics that facilitate or constrain WB movement can thus be described with high accuracy on maps of the borders of Bulgaria. For example, WB dispersal routes are generally sheltered by lines of trees and wood perimeters (Genov 1981b), and the presence of such habitat features will presumably encourage movement between sites in certain cases. Similarly, natural or artificial barriers may hinder the movement of the WB. The artificial "barriers" such as "walls or fences may inhibit movement between sites, although WB are large animals and able to demolish most fencing" (Leaper et al. 1999). Therefore, the identification of such features by mapping SH along the Bulgarian borders (Fig. 4, Supplementary material Fig. A1) may also be relevant in determining the importance of the borders that facilitate or hinder the passage of WB.

This approach and the results reported here may prove useful as guidelines for the monitoring and control of populations and diseases for which the WB acts as a reservoir. The SH along borders, which represents a first approach to potential corridors for WB populations given its continuity as a habitat, is

an important parameter for estimating the risk that transboundary diseases will cross frontiers and for assessing the importance of an endemic situation in a particular country. Therefore, SH along borders should be regarded as the most relevant parameter for evaluating the risk of ASF introduction by WB into the EU from adjacent countries (De la Torre et al. 2013). Strategic passageways corridors between potential resources, provinces, regions and countries can thus be spatially identified and used for epidemiological purposes such as target surveillance e.g. allowing us focus locations to install traps in order to reduce WB populations. The value of mapping is that it enables investigators to quickly and easily appreciate where field studies using different techniques should be set up.

Future studies should focus on the analysis of ecological corridors and take into account potential resources obtained in this study, the edge effect, fragmentation and the connectivity between countries; they should implement methodologies that can assess more accurately and weigh spatially the connecting and ecological corridors that facilitate migration between countries. When data is needed, the connectivity between forest patches and forest islands and boundaries such as the natural boundary of the River Danube between Bulgaria and Romania can be analysed, and the weight of possible migration flows and routes most likely to be used (ecological corridors) between countries (e.g. FYROM and Bulgaria) can be determined more accurately.

Acknowledgements

The authors acknowledge the Executive Forestry Agency of Bulgaria for providing wild boar population data and local official vets (Animal Health and Welfare Directorate, Bulgarian Food Safety Agency BFSa) for providing presence data of wild boar. The research leading to these results has received 362 funding from the European Union Seventh Framework Programme (FP7/2007-2013) under the Grant Agreement 311931 (ASFORCE).

Literature

- Albarella U., Dobney K. & Rowley-Conwy P. 2006: The domestication of the pig (*Sus scrofa*): new challenges and approaches. In: Zeder M.A., Bradley D.G., Emshwiller E. & Smith B.D. (eds.), Documenting domestication: new genetic and archaeological paradigms. University of California Press, Berkeley, California: 209–227.
- Alexandrov T., Kamenov P., Stefanov D. & Depner K. 2011: Trapping as an alternative method of eradicating classical swine fever in a wild boar population in Bulgaria. *Revue Scientifique et Technique – Office International des Epizooties* 30: 911–916.
- Andrezejewski R. & Jezierski W. 1978: Management of wild boar population and its effects on commercial land. *Acta Theriol.* 23: 309–333.
- Aspinall R.J., Burton G. & Landenburger L. 1998: Mapping and modeling wildlife species distribution for biodiversity management. *Proceeding of the ESRI users conference 1998, San Diego, California*. <http://gis.esri.com/library/userconf/proc98/PROCEED/T0800/PAP783/P783.HTM>
- Belongie C. 2008: Using GIS to create a gray wolf habitat suitability model and to assess wolf pack ranges in the Western Upper Peninsula of Michigan. *Resource Analysis* 10: 15.
- Benito de Pando B. & Peñas de Giles J. 2007: Aplicación de modelos de distribución de especies a la conservación de la biodiversidad en el sureste de la Península Ibérica. *GeoFocus (Artículos)* 7: 100–119.

- Bieber C. & Ruf T. 2005: Population dynamics in wild boar *Sus scrofa*: ecology, elasticity of growth rate and implications for the management of pulsed resource consumers. *J. Appl. Ecol.* 42: 1203–1213.
- Boisaubert B. & Klein F. 1984: Contribution à l'étude de l'occupation de l'espace chez le sanglier (*Sus scrofa*) par capture et recapture. *Les colloques de l'INRA 22, Toulouse, France.*
- Boitani L., Trapanese P. & Mattei L. 1995: Demographic patterns of a wild boar (*Sus scrofa* L.) population in Tuscany, Italy. *Ibex J. Mt. Ecol.* 3: 197–201.
- Bosch J., Peris S., Fonseca C., Martínez M., De la Torre A., Iglesias I. & Muñoz M.J. 2012: Distribution, abundance and density of the wild boar on the Iberian Peninsula, based on the CORINE program and hunting statistics. *Folia Zool.* 61: 138–151.
- Bowman J., Jaeger J.A.G. & Fahrig L. 2002: Dispersal distance of mammals is proportional to home range size. *Ecology* 83: 2049–2055.
- Bradley B.A. & Fleishman E. 2008: Can remote sensing of land cover improve species distribution modelling. *J. Biogeogr.* 35: 1158–1159.
- Bradley B.A., Olsson A.D., Wang O., Dickson B.G., Pelech L., Sesnie S.E. & Zachmann L.J. 2012: Species detection vs. habitat suitability: are we biasing habitat suitability models with remotely sensed data? *Ecol. Model.* 244: 57–64.
- Briedermann L. 1990: Schwarzwild. VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, 2 edn. Neumann-Neudamm, Melsungen, Berlin.
- Cahill S. & Llimona F. 2004: Demographics of a wild boar *Sus scrofa* Linnaeus, 1758 population in a metropolitan park in Barcelona. *Galemys* 16: 37–52.
- Caley P. 1997: Movement, activity patterns and habitat use of feral pigs (*Sus scrofa*) in a tropical habitat. *Wildlife Res.* 24: 77–87.
- Chen G. & Peterson A.T. 2002: Prioritization of areas in China for biodiversity conservation based on the distribution of endangered bird species. *Bird Conserv. Int.* 12: 197–209.
- Chunco A.J., Phimmachak S., Sivongxay N. & Stuart B.L. 2013: Predicting environmental suitability for a rare and threatened species (Lao newt, *Laotriton laeensis*) using validated species distribution models. *PLoS ONE* 8 (3): e59853.
- Colino V., Bosch J., Reoyo M.J. & Peris S. 2012: Influence of new irrigated croplands on wild boar (*Sus scrofa*) roadkills in NW Spain. *Anim. Biodivers. Conserv.* 35: 97–102.
- De la Torre A., Bosch J., Iglesias I., Muñoz M.J., Mur L., Martínez-López B., Martínez M. & Sánchez-Vizcaino J.M. 2013: Assessing the risk of African swine fever introduction into the European Union by wild boar. *Transbound. Emerg. Dis.* doi: 10.1111/tbed.12129.
- EEA, European Environmental Agency 2000: Corine land cover 2000 (CLC2000)V.5/2005. European Environment Agency, Luxembourg.
- EEA, European Environmental Agency 2006: NATLAN, Nature/land cover information package. European Environment Agency, Luxembourg.
- EFSA, European Food Safety Authority 2014: Evaluation of possible mitigation measures to prevent introduction and spread of African swine fever virus through wild boar. *EFSA Journal* 12 (3): 3616, doi:10.2903/j.efsa.2014.3616.
- ESA, European Space Agency 2009: GlobCover 2009, version 2.3. <http://due.esrin.esa.int/globcover/>
- Foody G.M. 2008: GIS: biodiversity applications. *Prog. Phys. Geog.* 32: 223–235.
- Fruzinski B. 1995: Situation of wild boar populations in western Poland. *Ibex J. Mt. Ecol.* 3: 186–187.
- Geisser H. & Reyer H.U. 2005: The influence of food and temperature on population density of wild boar *Sus scrofa* in the Thurgau (Switzerland). *J. Zool. Lond.* 267: 89–96.
- Genov P. 1981b: The significance of natural biocenoses and agrocenoses as the source of food for wild boar (*Sus scrofa* L.). *Pol. J. Ecol.* 29: 117–136.
- Genov P. 1987: Food composition of the wild boar (*Sus scrofa attila* Thos) in the Danubian plain. *Ecology* 20: 47–57.
- Guisan A. & Zimmermann N.E. 2000: Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Model.* 135: 147–186.
- Guisan A., Edwards T.C. & Hastie T. 2002: Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecol. Model.* 157: 89–100.
- Gurrutxaga M. & Saura S. 2014: Prioritizing highway defragmentation locations for restoring landscape connectivity. *Environ. Conserv.* 41: 157–164.
- Gurrutxaga M., Rubio L. & Saura S. 2011: Key connectors in protected forest area networks and the impact of highways: a transnational case study from the Cantabrian range to the Western Alps (SW Europe). *Landsc. Urban Plann.* 101: 310–320.
- Herrero J., García-Serrano A., Couto S., Ortuño V. & García-González R. 2006: Diet of wild boar *Sus scrofa* L. and crop damage in an intensive agroecosystem. *Eur. J. Wildlife Res.* 52: 245–250.
- Honda T. & Kawachi N. 2011: Methods for constructing a wild boar relative-density map to resolve human-wild boar conflicts. *Mamm. Study* 36: 79–85.
- Jerina K., Pokorný B. & Stergar M. 2014: First evidence of long-distance dispersal of adult female wild boar (*Sus scrofa*) with piglets. *Eur. J. Wildlife Res.* 60: 367–370.
- Jiménez-Valverde A. 2012: Insights into the area under the receiver operating characteristic curve (AUC) as a discrimination measure in species distribution modelling. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21: 498–507.
- Kearney M. 2006: Habitat, environment and niche: what are we modelling? *Oikos* 115: 186–191.
- Keuling O., Lauterbach K., Stier N. & Roth M. 2010: Hunter feedback of individually marked wild boar *Sus scrofa* L.: dispersal and efficiency of hunting in northeastern Germany. *Eur. J. Wildlife Res.* 56: 159–167.
- Keuling O., Stier N. & Roth M. 2009: Commuting, shifting or remaining? Different spatial utilisation patterns of wild boar *Sus scrofa* L. in forest and field crops during summer. *Mamm. Biol.* 74: 145–152.
- Lancia R., Nichols J.D. & Pollock K.H. 1994: Estimating the number of animals in wildlife populations. In: Bookhout T.A. (ed.), Research and management techniques for wildlife and habitats. *The Wildlife Society, Bethesda, Maryland, USA*: 215–253.
- Leaper R., Massei G., Gorman M.L. & Aspinall R. 1999: The feasibility of reintroducing wild boar (*Sus scrofa*) to Scotland. *Mammal Rev.* 29: 239–258.

- Lobo J.M., Jiménez-Valverde A. & Hortal J. 2010: The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. *Ecography* 33: 103–114.
- Lobo J.M., Jiménez-Valverde A. & Real R. 2008: AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Glob. Change Biol.* 17: 145–151.
- Maillard D. & Fournier P. 1995: Effects of shooting with hounds on size of resting range of wild boar (*Sus scrofa* L.) groups in Mediterranean habitat. *Ibex J. Mt. Ecol.* 3: 102–107.
- Markina-Lamonja F.A. 1998: Estudio de las poblaciones de corzo (*Capreolus capreolus* L.) y jabalí (*Sus scrofa* L.) y análisis de su explotación cinegética en el territorio histórico de Álava. *PhD Thesis, Departamento Biología Animal, Universidad de León, España.*
- Markina-Lamonja F.A. & Telletxea I. 2006: Ecología y territorialidad del jabalí en Álava. *Revista de la Asociación de Cotos de Caza de Álava* 11: 54–61.
- Massei G. & Genov P. 2004: The environmental impact of wild boar. *Galemys* 16: 135–145.
- Massolo A., Mazzoni della Stella R. & Meriggi A. 2007: Zoning and wild boar management: a multi-criteria approach to planning. *Hystrix* 18: 57–68.
- Merli E. & Meriggi A. 2006: Using harvest data to predict habitat-population relationship of the wild boar *Sus scrofa* in Northern Italy. *Acta Theriol.* 51: 383–394.
- Neet C.R. 1995: Population dynamics and management of *Sus scrofa* in western Switzerland: a statistical modelling approach. *Ibex J. Mt. Ecol.* 3: 188–191.
- Oliver W. & Leus K. 2008: *Sus scrofa*. In: IUCN 2013, IUCN Red List of Threatened Species, version 2013.2, Downloaded on 27 March 2014. www.iucnredlist.org
- Pereira I.M. & Groppo M. 2012: Ecological niche modeling: using satellite imagery and new field data to support ecological theory and its applicability in the Brazilian Cerrado. *J. Ecosyst. Ecogr.* 2: 111.
- Peterson A.T. & Shaw J.J. 2003: *Lutzomyia* vectors for cutaneous leishmaniasis in southern Brazil: ecological niche models, predicted geographic distributions, and climate change effects. *Int. J. Parasitol.* 33: 919–931.
- Pettorelli N., Ryan S., Mueller T., Bunnefeld N., Jedrzejewska B., Lima M. & Kausrud K. 2011: The Normalized Difference Vegetation Index (NDVI): unforeseen successes in animal ecology. *Clim. Res.* 46: 15–27.
- Phillips S.J., Anderson R.P. & Schapire R.E. 2006: Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol. Model.* 190: 231–259.
- Podgórski T., Bas G., Jedrzejewska B., Sönnichsen L., Snieszko S., Jedrzejewski W. & Okarma H. 2013: Spatiotemporal behavioral plasticity of wild boar (*Sus scrofa*) under contrasting conditions of human pressure: primeval forest and metropolitan area. *J. Mammal.* 94: 109–119.
- Sáez-Royuela C. & Tellería J.L. 1986: The increased population of wild boar (*Sus scrofa* L.) in Europe. *Mammal Rev.* 16: 97–101.
- Sáez-Royuela C. & Tellería J.L. 1988: Las batidas como método de censo en especies de caza mayor: aplicación al caso del jabalí (*Sus scrofa* L.) en la provincia de Burgos (Norte de España). *Doñana, Acta Vertebrata* 15: 215–223.
- Sodeikat G. & Pohlmeier K. 1999: Untersuchungen zum Wanderverhalten des Schwarzwildes in schweinepestgefährdeten Gebieten im östlichen Niedersachsen, Sachbericht 1998 an das Niedersächsische Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten. *Institut für Wildtierforschung an der Tierärztlichen Hochschule Hannover.*
- Sodeikat G. & Pohlmeier K. 2004: Escape movements of wild boar piglets (*Sus scrofa* L.) after trapping, marking and releasing. *Galemys* 16: 185–193.
- Spitz F. & Vallet G. 1991: Etude démographique du languedoc. *Bull. Mens. De la O.N.C.* 159: 29–39.
- Thurfjell H., Spong G. & Ericsson G. 2013: Effects of hunting on wild boar *Sus scrofa* behaviour. *Wildlife Biol.* 19: 87–93.
- Wenger S.J. & Olden J.D. 2012: Assessing transferability of ecological models: an underappreciated aspect of statistical validation. *Methods Ecol. Evol.* 3: 260–267.
- William L.R.O. 1993: Pigs, peccaries, and hippos: status survey and conservation action plan (Vol. 19). *IUCN/SSC Pigs, Peccaries Specialist Group, and IUCN/SSC Hippo Specialist Group.*

Supplementary online materials

Fig. S1. Land use and suitable habitat (SH) of each country along the shared border with Bulgaria (URL: http://www.ivb.cz/folia/download/bosch_supp.doc).

Publicación II

RESEARCH ARTICLE

OPEN ACCESS

A maximum entropy model for predicting wild boar distribution in Spain

Jaime Bosch^{1*}, Fernando Mardones², Andrés Pérez^{2,3}, Ana de la Torre¹
 and María Jesús Muñoz¹

¹ Animal Health Research Center (CISA-INIA). Epidemiology and Environmental Health Department. Ctra. Algete-El Casar, s/n. 28130 Valdeolmos, Madrid, Spain. ² Center for Animal Disease Modeling and Surveillance (CADMS). Department of Medicine and Epidemiology. School of Veterinary Medicine. University of California Davis. One Shields Avenue, 1044 Haring Hall, Davis, CA 95616, USA.

³ National Scientific and Technical Research Council (CONICET). Rivadavia 1917 (C1033AAJ). Autonomous City of Buenos Aires, Argentine Republic

Abstract

Wild boar (*Sus scrofa*) populations in many areas of the Palearctic including the Iberian Peninsula have grown continuously over the last century. This increase has led to numerous different types of conflicts due to the damage these mammals can cause to agriculture, the problems they create in the conservation of natural areas, and the threat they pose to animal health. In the context of both wildlife management and the design of health programs for disease control, it is essential to know how wild boar are distributed on a large spatial scale. Given that the quantifying of the distribution of wild species using census techniques is virtually impossible in the case of large-scale studies, modeling techniques have thus to be used instead to estimate animals' distributions, densities, and abundances. In this study, the potential distribution of wild boar in Spain was predicted by integrating data of presence and environmental variables into a MaxEnt approach. We built and tested models using 100 bootstrapped replicates. For each replicate or simulation, presence data was divided into two subsets that were used for model fitting (60% of the data) and cross-validation (40% of the data). The final model was found to be accurate with an area under the receiver operating characteristic curve (AUC) value of 0.79. Six explanatory variables for predicting wild boar distribution were identified on the basis of the percentage of their contribution to the model. The model exhibited a high degree of predictive accuracy, which has been confirmed by its agreement with satellite images and field surveys.

Additional key words: *Sus scrofa*; environmental suitability; MaxEnt; spatial distribution; wildlife management; geographic information.

Introduction

Wild boar have become one of the most widely spread ungulates in the Iberian Peninsula (Vitorino &

Fonseca, 2004; Rosell & Herrero, 2007), in Europe (Massei & Genov, 2000; Keuling *et al.*, 2013), and in the world (Long, 2003; Oliver & Leus, 2008). Their spread has been linked to their biological traits that

* Corresponding author: jaime.bosch@inia.es
 Received: 07-02-14. Accepted: 25-09-14.

This work has one supplementary table and three supplementary figures that do not appear in the printed article but that accompany the paper online.

Abbreviations used: AUC (area under the receiver operating characteristic curve); GAM (generalised additive models); GBIF (global biodiversity information facility); GIMMS (global inventory modeling and mapping studies); GLM (generalized linear model); GRASS (geographic resources analysis support system); MaxEnt (maximum entropy); NDVI (normalized difference vegetation index); ROC (receiver operating characteristic); SDM (species distribution model); SRTM (shuttle radar topography mission); VCF (vegetation continuous fields); VIF (variance inflated factor).

include their highly varied trophic spectrum (Herrero *et al.*, 2006), great adaptability to variable food resources and different ecological conditions (Abaigar, 1993; Herrero *et al.*, 2005), high reproductive rate (Taylor *et al.*, 1998; Rosell *et al.*, 2001), and, finally, an ability to adapt their spatio-temporal behavior to local conditions (Podgórski *et al.*, 2013). In previous decades, the remarkable increase in the number of wild boar was directly proportional to the progressive abandonment of rural areas, which provided wild boar with more areas in which to shelter – mostly scrub and wooded areas – and more trophic resources (Tellería & Sáez-Royuela, 1985; Sáez-Royuela & Tellería, 1986; Herrero *et al.*, 2005). In some countries such as Spain, the great scarcity of predators (Massei & Genov, 2000) that could naturally control wild boar populations also favored this species' expansion.

In many countries, wild boar are widely hunted and constitute an important economic resource. In Spain, it is estimated that 176,245 wild boar were killed in the 2006-2007 season (Bosch *et al.*, 2012). In some cases, the profitability of hunting has encouraged certain practices such as the use of artificial feeders and the legal or illegal relocation of individuals that have increased the number of boar (Wood & Barret, 1979; Spencer & Hamton, 2005). The negative effects of increases in wild boar populations include damage to crops (Herrero *et al.*, 2006; Schley *et al.*, 2008), traffic accidents (Rosell *et al.*, 2001; Peris *et al.*, 2005; Colino-Rabanal *et al.*, 2012), and the transmission of diseases since wild boar act as a reservoir for livestock, wildlife, and human diseases such as brucellosis, tuberculosis, salmonellosis, Aujeszky's disease, and classical and African swine fever. Some of these diseases can cause direct or indirect economic losses – mortality and poorer weight gain in livestock – and oblige the implementation of disease prevention, control, and eradication programs. A prerequisite for designing and implementing effective control programs is knowledge of the spatial distribution of the target species. Biodiversity models that consider species distribution, density, and abundance are of great importance for designing and implementing effective species management.

In countries such as Spain, extensive pig rearing is a very important economic activity. The resources offered by the vegetation – both food and shelter – are often shared by freeranging pigs and wild boar, which thus creates hotspot contact points and increases the risk of disease transmission. Moreover, stretches of

vegetation that cross national borders can act as corridors for wild boar and increase the risks of a transboundary spread of disease.

Climate is a key factor in explaining the species distribution in the world (Von Humboldt & Bonpland, 1807; De Candolle, 1855). Peninsular Spain (Canary and Balearic Islands, Ceuta and Melilla not included) is situated between latitudes 35° and 45° N and, due to its geographical position in the southern Palearctic, lies in a transition zone between contrasting climatic regions. This privileged location in the extreme southwest of Europe has meant that for millennia human influence has transformed the landscape and created a variety of unique semi-natural agroforestry systems. Spain is an area of highly heterogeneous topography, complex geomorphology, and remarkable geographical and lithological partitioning. It contains three biogeographic regions, Mediterranean, Atlantic and Alpine. The Mediterranean bioclimatic region is influenced by two floristic worlds, the Holarctic and the Palearctic, whose effects combine as they interact mutually (García *et al.*, 2002). Here, thermo-, meso-, and supra-Mediterranean levels predominate, while in the Atlantic bioclimatic region, thermo-, meso-, and orotemperate are the most common climatic levels and in Alpine region is criotemperate.

Climate in combination with other environmental factors are the main elements that determine vegetation patterns (Woodward, 1987; Ellenberg, 1988). Vegetation cover will influence the distribution of an animal species more than any other factor since it determines the land's ability to supply food and/or shelter for animals. Therefore, vegetation cover is a limiting factor for the spread of a species (Herrero *et al.*, 2006).

In the Iberian ecosystems, five climatic factors are responsible for modeling vegetation landscapes (Martí & del Moral, 2003): (1) the north-south variation between temperatures, (2) continentality, (3) the variation between the basic Mediterranean substrates and the western acidic Atlantic substrates, (4) altitude, and (5) anthropic influences. Overall, Spain is a mosaic of living, functioning agroforestry systems which possess a greater genetic diversity of flora and fauna (De Miguel, 2002) than more northerly regions (Papanastasis *et al.*, 2009; Pardini, 2009).

Biogeographical variation in wild boar density in western Eurasia has been evaluated by Melis *et al.* (2006) while Oliver & Leus (2008) have assessed this species' distribution in the Euroasiatic zone. In the case of the Iberian Peninsula, Bosch *et al.* (2012) have

recently created a habitat suitability map for wild boar based on the availability of vegetation resources, *i.e.*, food resources and shelter. These authors used different studies to assess the risk of introducing disease along vegetation corridors crossing national borders (De la Torre *et al.*, 2013). Furthermore, these studies also have been applied in Spanish epidemiological surveillance programs for certain diseases (Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, Spain, 2013). Finally, suitability maps are also very useful for identifying wildlife livestock interfaces (Hull *et al.*, 2014) and defining potential hotspots (De la Torre *et al.*, unpublished data).

In recent years, significant advances have been made in the statistical tools and techniques used to generate species distribution models (SDMs) (Guisan & Zimmermann, 2000; Guisan & Thuiller, 2005; Elith & Leathwick, 2009). SDMs predict species occurrence using mathematical models based on field data and environmental variables (Phillips *et al.*, 2006), which can indicate the suitability of habitats for developing populations of a particular species or community (Ferrier, 2002). Statistical methods employed for formulating SDMs include those that require presence/absence data, as well as those such as the maximum entropy model (MaxEnt) that are based only on presence data (Phillips *et al.*, 2006; Phillips & Dudík, 2008). The MaxEnt (Phillips *et al.*, 2006) method has proven to be well suited to a wide range of presence-only datasets, most notably datasets with 11-13 environmental variables and >100 occurrences (Hernández *et al.*, 2006; Phillips & Dudík, 2008; Baldwin, 2009). This method applies the principle of maximum entropy to calculate the most likely geographical distribution for a species. It works in a similar – but not identical – way to generalized linear models (GLM) and general additive models (GAM) but with the difference that the equation is adjusted using an artificial intelligence method that assumes no predetermined pair-distribution data (Phillips *et al.*, 2006). MaxEnt employs a regularization function that prevents prediction caused by overfitting the data (Phillips *et al.*, 2006; Phillips, 2008). It estimates the probability of species occurrence by searching for the maximum entropy distribution (closest to uniform) that is subject to the constraint that the expected value of each environmental variable under this estimated distribution matches its empirical average (average values for the set occurrence data). This model expresses the value of habitat suitability for the species

as a function of environmental variables. A high value for the distribution function in a particular grid cell indicates that it has very favorable conditions for the presence of the species. Recent publications have demonstrated mathematically that MaxEnt is essentially equivalent to a non-homogeneous Poisson process and weighted logistic regression model with a background of properly weighted points (Fithian & Hastie, 2013). MaxEnt prevents overfitting better than the variable-selection methods such as generalized additive and generalized linear models that are commonly used for regression-based models (Phillips & Dudík, 2008). Unlike discriminative regression-based methods, MaxEnt is a generative approach that models species distribution directly. Previous studies have indicated that generative methods give better predictions than discriminative methods (Phillips & Dudík, 2008). In addition, some authors have argued that the MaxEnt model approach performs better than other presence-based algorithms (Elith *et al.*, 2006; Benito de Pando & Peñas de Giles, 2007; Elith & Leathwick, 2009; Mateo *et al.*, 2010) and usually guarantees accurate predictions of species' distribution (Elith *et al.*, 2006; Tsoar *et al.*, 2007). Besides MaxEnt employs a regularization function that prevents prediction from over-fitting the data (Phillips *et al.*, 2006; Phillips, 2008). Absence records are not as widely available in Spain as in many other regions and so the MaxEnt model represents a good approach for calculating the potential distribution of wild boar using the most important environmental variables that act as predictors of distribution and explain the occurrence of wild boar. As many authors have previously suggested, the first strategy for reducing the inconsistencies between different species-distribution models is to conduct thorough model comparison evaluations and adopt the most promising techniques for modeling (Elith *et al.*, 2006; Lawler *et al.*, 2006; Prasad *et al.*, 2006). The second strategy is to apply consensus methods (Laplace, 1820; Thuiller, 2004; Araújo & New, 2007; Marmion *et al.*, 2009).

The aims of the present study were to predict the potential distribution of wild boar in Spain and to identify the environmental variables that influence it by integrating animal presence and environmental data into a MaxEnt approach. This use of MaxEnt is intended as a starting point that will allow comparison with other models, as well as its future implementation in a consensus model that will increase the robustness of the prediction.

Materials and methods

Study area

In this study, the potential distribution of habitat suitability for wild boar was restricted to peninsular Spain (total area: 493,519.54 km²). Located in the southwestern Palearctic, Spain has a mean altitude of ~ 660 m a.s.l. (SD 1041.34) and a maximum height of 3,479 m. The Pyrenees act as a natural barrier that isolates Spain from the rest of northern Europe. The nature of the Iberian Peninsular – *e.g.*, its geographical position and topographical configuration – ensures that the typical environmental variables associated with wild boar distribution in Spain differ from those in many other areas of its world distribution.

Data source: Wild boar occurrence

The spatial distribution of *Sus scrofa* occurrence data (latitude and longitude) was obtained largely from the data portal of the Global Biodiversity Information Facility (GBIF: the world's largest online depository of records and provides access to specimen data from databases of biological surveys and collections from throughout the world. Retrieved information from the GBIF data portal gave a total 4,691 *S. scrofa* occurrence records in Spain in the period 1982-2013, with a resolution of ≤ 10 km, mainly consisting of field observations (~95% of the data). The main source of records in the GBIF was the Atlas and Red Data Book of the Terrestrial Mammals of Spain (3,669 out of 4,691 records) by Palomo *et al.* (2007) (National Biodiversity Inventory 2007, Ministry of Environment and Rural and Marine Affairs, Spain). This atlas provides information on the distribution of species in UTM 10 × 10 km grids corresponding to 15 years of work collating bibliographic data, data from collections in museums and scientific institutions, surveys and questionnaires conducted by technical staff in protected natural areas, and unpublished data from collaborators, partners and the authors' own personal observations and sampling. A further 119 presence records with coordinates were also used that were spatially and temporally distinct from those in the GBIF web. Data from Melis *et al.* (2006) and unpublished field data from Madrid and Andalusia (Spanish Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente, 2012)

were also obtained. These presence records have GPS coordinates and were collected from animal trapping studies.

Typically, neighboring records are associated with similar values for environmental variables, which will potentially violate the assumption of independence (Heffner *et al.*, 1996). To mitigate pseudoreplication (Heffner *et al.*, 1996), a minimum distance between sampling sites that was greater than the minimum distance at which autocorrelation is generated was defined (Guisan & Zimmermann, 2000). To reduce this spatial autocorrelation, the distance between data pairs was widened and the density of points of presence was reduced to a minimum distance of 0.15 decimal degrees (~16 km) using the statistical software R (R Development Core Team, 2012). After applying the exclusion criteria and performing the selection process to reduce the density between occurrences, a total of 1,082 of the original 4,691 GBIF points became available for model building (Fig. 1).

Finally, we generated a random sample of 10,000 background points from the environmental data (Phillips & Dudík, 2008; Elith *et al.*, 2011), which are required by the MaxEnt method to mimic absences or pseudo-absences of the species.

Data source: environmental variables

After a review of the most important factors affecting the distribution of wild boar in Spain based on information available on a large scale, we selected 38 variables as potential predictors of wild boar distribution. Environmental variables were grouped into climatic predictors explaining the species macroecology, and into topographic, solar radiation, human influence, and vegetation predictors to determine the abundance and distribution of animals. The data sources are shown in Suppl. Table S1 [pdf online]. Briefly, we used 19 rasters from the WorldClim online database for the period 1950-2000 (Hijmans *et al.*, 2005) at a spatial resolution of 5 arc-minutes (~10 km). Topography layers included altitude (elevation), slope, and topographic diversity. Altitude (USGS, 2004) was obtained from the Global Land Cover Facility (<http://glcf.umd.edu/data/>) at a spatial resolution of 30 arc-seconds (~1 km); we then changed the spatial resolution to 5 arc-minutes (~10 km) and calculated the average of 1 × 1 km cells that occur inside each 10 × 10 km cell. Slope and topographic diversity were

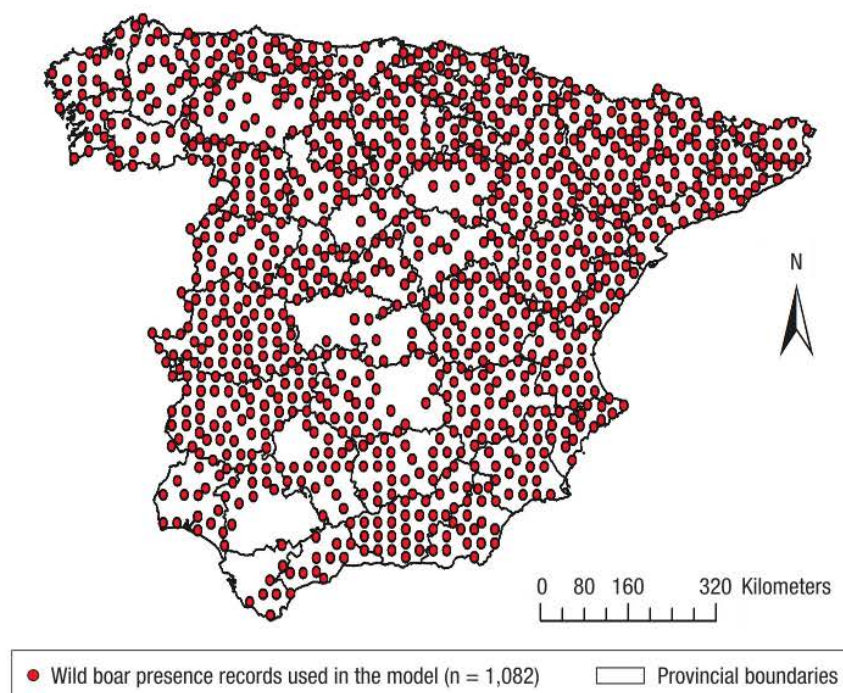


Figure 1. Distribution of points after the selection of the *Sus scrofa* presence records in Spain (occurrence data for wild boar in Spain). A total of 1,082 points were obtained, thereby reducing the density between points of presence.

derived from the elevation variable and were generated at a spatial resolution of 10 km. Topographic diversity represents the topographic complexity of the terrain (the sum of the different number of slopes, elevations, and orientations in a 10 km radius around a given cell). Potential solar radiation variables were calculated using the elevation model (obtained from WorldClim in the Shuttle Radar Topography Mission (SRTM) elevation database), slope, orientation, and latitude and longitude maps. A series of equations that simulate the movement of the sun at certain dates and times – but taking into account the masking effect of the topography – were used. Solar radiation variables were generated with the Geographic Resources Analysis Support System (GRASS Development Team, 2011) software vers. 6.4.1 (<http://grass.osgeo.org>) and implemented in the module *r.sun* (Suri & Hofierka, 2004); the resolution was estimated at 5 arc-minutes (10 km). Anthropogenic or human influence was approximated using the human footprint raster (Sanderson *et al.*, 2002) obtained from the Socioeconomic Data and Applications Center (SEDAC, <http://sedac.ciesin.columbia.edu>) and by changing the spatial resolution (from 1 km to 10 km) in the same procedure as for the

altitude variable. Finally, the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) datasets (Tucker *et al.*, 2004) estimating the quantity and quality of vegetation development were obtained from the Global Inventory Monitoring and Modeling Studies (GIMMS), while the vegetation structure as a percentage of bare, herbaceous, or tree coverage were taken from the Vegetation Continuous Fields (MODIS-VCF). These data represent variations in the vegetation index during the 12 months of 2004. Despite covering only a short period of time, these data were selected because they offer good spatial resolution for this variable.

The 38 environmental predictors were evaluated to reduce collinearity by screening out a correlation tree or cluster dendrogram (Suppl. Fig. S1 [pdf online]). The evaluation process analyzed the correlation matrix of environmental variables according to distance (shortest distance = higher correlation), which identifies redundant variables using the raster package (Hijmans & van Etten, 2012) implemented in the R program. From the resulting correlation tree, variables were selected based on a cutoff or threshold minimum of 0.5. In each group of variables with node <0.5, only one variable was selected based on statistical and

biological criteria. Of the set of variables with the lowest correlations, the most representative ones for the wild boar were selected according to biological criteria and taking into account the particular environmental conditions in Spain. In addition to the above procedure, we calculated the variance inflation factor by sequentially removing variables with higher values (maximum value allowed = 5) since variables may exist that are a linear combination of other variables.

The working resolution for all environmental variables for habitat suitability mapping was 5 arc-minutes, ~10 km on the WGS 84 projection.

Model formulation and evaluation

We used a maximum entropy algorithm available in MaxEnt (Phillips *et al.*, 2006). Models based on 100 bootstrapped replicates were built and tested, *i.e.*, replicate sample sets were chosen by sampling with replacements, by selecting 'random seed', and cross-validating. For each replicate or simulation, 1,082 presence data were divided into two subsets that were used for model fitting (60% of the data) and cross-validation (40% of the data) (Fielding & Bell, 1997).

The accuracy of the final model was estimated by computing the area under the curve (AUC) of the receiver operating characteristic (ROC) curve, which is the preferred technique used to evaluate models based on presence-only data (Stockwell & Peters, 1999). Briefly, a ROC plot was built by plotting the sensitivity – the fraction of true positives out of the total number of positives (wild boar presences) – against the false positive fraction at various threshold settings (Manel *et al.*, 2001). Subsequently, the AUC was determined and used as a measure of the discriminating power of the fitted model (Pearce & Ferrier, 2000). The closer the AUC value is to 1, the greater its accuracy; values of 0.5 suggest that the model performs no better than random.

The model was fitted using an iterative process in which each iteration resulted in an increase in the regularized gain of the model due to the modification of a coefficient for a single feature. This gain was normalized to percentages in relation to the drop in the AUC values at the end of the reevaluation process. Variables were ranked based on the estimated percentage contribution, and values are shown as averages over replicate runs. The model's predictions are given in logistic format and can be interpreted as the predicted probability of *S. scrofa* presence in the region.

MaxEnt models were tested, selected, and evaluated using the default parameters in the MaxEnt software, vers. 3.3.3 (iterations (1,000) and by being stricter than recommended by authors of the algorithm (Phillips *et al.*, 2006). The resulting model was expressed on a map using the maximum value (point-wise) of the 100 replications. This map was drawn on ArcGIS 9.3 (ESRI®); map of the standard deviation of the 100 replications and a map of the 95% confidence level (lowerci) of the 100 replications are also included (Suppl. Fig. S2 [pdf online]).

Models based on presence-only data cannot be accurately validated by field data; however, it is possible to show the predictive ability of the model and whether or not the errors are acceptable (Lobo *et al.*, 2008). Thus, the 3,728 unused presence records ($n = 3,609$ from 4,691 GBIF and 119 from other field studies) were overlapped on the results of the model. The probabilities of presence values were classified according to their suitability for the wild boar as a means of comparing the model results with the pre-existing presence records for the species. Cells with probability values in the range 0-0.5 were classified as unsuitable, values in the range 0.5-0.6 as of low suitability, values in the range 0.6-0.7 of medium suitability, and values equal or higher than 0.7 as of high suitability.

Results

Retrieved data and correlation analysis

The result obtained after applying the exclusion criteria and performing the selection process to reduce the spatial autocorrelation between occurrences (decreased density of presences), a total of 1,082 points were available for model building.

The screening of the correlation tree and the variance-inflated factor (VIFs <5) restricted the number of variables included as predictors in the MaxEnt approach to 13 (out of 38). The selected variables were grouped as climatic ($n = 6$), potential solar radiation ($n = 1$), human footprint ($n = 1$), topography ($n = 2$), and vegetation ($n = 3$) (Table 1).

The final model proved to be accurate, with a mean AUC value of 0.79, a standard deviation of 0.007, and minimum and maximum values of 0.78 and 0.81, respectively. As AUC values above 0.75 are considered

Table 1. Environmental variables included in the model-building process (after screening based on the correlation tree) for modeling the distribution of *Sus scrofa* in Spain

Group	Variable name	Description
Climatic ¹	bio3	Isothermality (bio2/bio7) (* 100)
	bio5	Maximum temperature of warmest month
	bio6	Minimum temperature of coldest month
	bio8	Mean temperature of wettest quarter
	bio12	Annual precipitation
	bio15	Precipitation seasonality (coefficient of variation)
Potential solar radiation ²	sunh_ra	Sunshine hours, range of direct solar radiation (range of variable, difference between the maximum and minimum)
Human influence	hfp	Human footprint. Represents the human influence on the territory
Topography	tslope	Slope (terrain slope in degrees)
	tdiv	Topographic diversity represents the topographic complexity of the terrain (the sum of the different number of slopes, elevations, and orientations in a 10-km radius around a given cell)
Vegetation structure	covbare	Percentage of land area occupied by bare soil cover
	covtree	Percentage of land area occupied by tree cover
Vegetation index ³	ndvi_mn	Normalized difference vegetation index (annual minimum). NDVI estimates its quantity and quality, and vegetation development.

¹ The units of the temperature variables are expressed in tenths of degrees. ² Watts per square meter per hour (Wh / (m * m) / day).

³ Variations in the vegetation index during 2004.

informative (Phillips & Dudík, 2008) our uniform values indicates that all models provided good discrimination between true positive and false positive (Fielding & Bell, 1997; Pearce & Ferrier, 2000). Additional testing for each of the 100 replications using a binomial test of omission revealed statistical significance for the prediction ($p < 0.001$) (Phillips *et al.*, 2006), thereby supporting the reliability of the final model. The largest standard deviations (0.14-0.25) were located in very restricted areas such as the Pyrenees and Cantabrian mountains in northern Spain, and in southern Spain in the Alcornocales Natural Park and Sierra Nevada National Park (Suppl. Fig. S2 [pdf online]). In the other areas of Spain the data deviate little from the average values. In general, the results of the 95% confidence level (lowerci) coincide with montane and upland areas (Suppl. Fig. S2 [pdf online]).

Accordingly, the top six explanatory variables identified by their percentage contribution were: 1) sunshine hours 25.5% ('sunh_ra'); 2) precipitation seasonality 25.2% (coefficient of variation, 'bio15'); 3) isothermality 10.7% ('bio3'); 4) minimum tempera-

ture of coldest month 7.7% ('bio6'); 5) slope 6% ('tslope') and 6) annual precipitation 4.8% ('bio12'). The response curves (logistic output) produced by univariate models of the six most important predictor variables are given in Fig. 2. *Sus scrofa* habitat suitability increased with sunshine hours, annual precipitation and slope, but decreased when the coefficient of variation seasonality of the precipitation increased and had a varied response to isothermality. Both temperature seasonality and isothermality are a measure of variability in the temperature over the course of the year. Others variables (all with percentage contributions of less than 4.3) that increase the predicted probability in favorable situations include the percentage of land area occupied by tree cover ('covtree'), topographic diversity (topographic complexity of the terrain) ('tdiv'), and the maximum values of the normalized difference vegetation index (annual minimum) ('ndvi_mn'). However, the probability decreases with the percentage of land area occupied by bare soil cover ('covbare'), the minimum values of ('ndvi_mn') and, in general, to greater human influence.

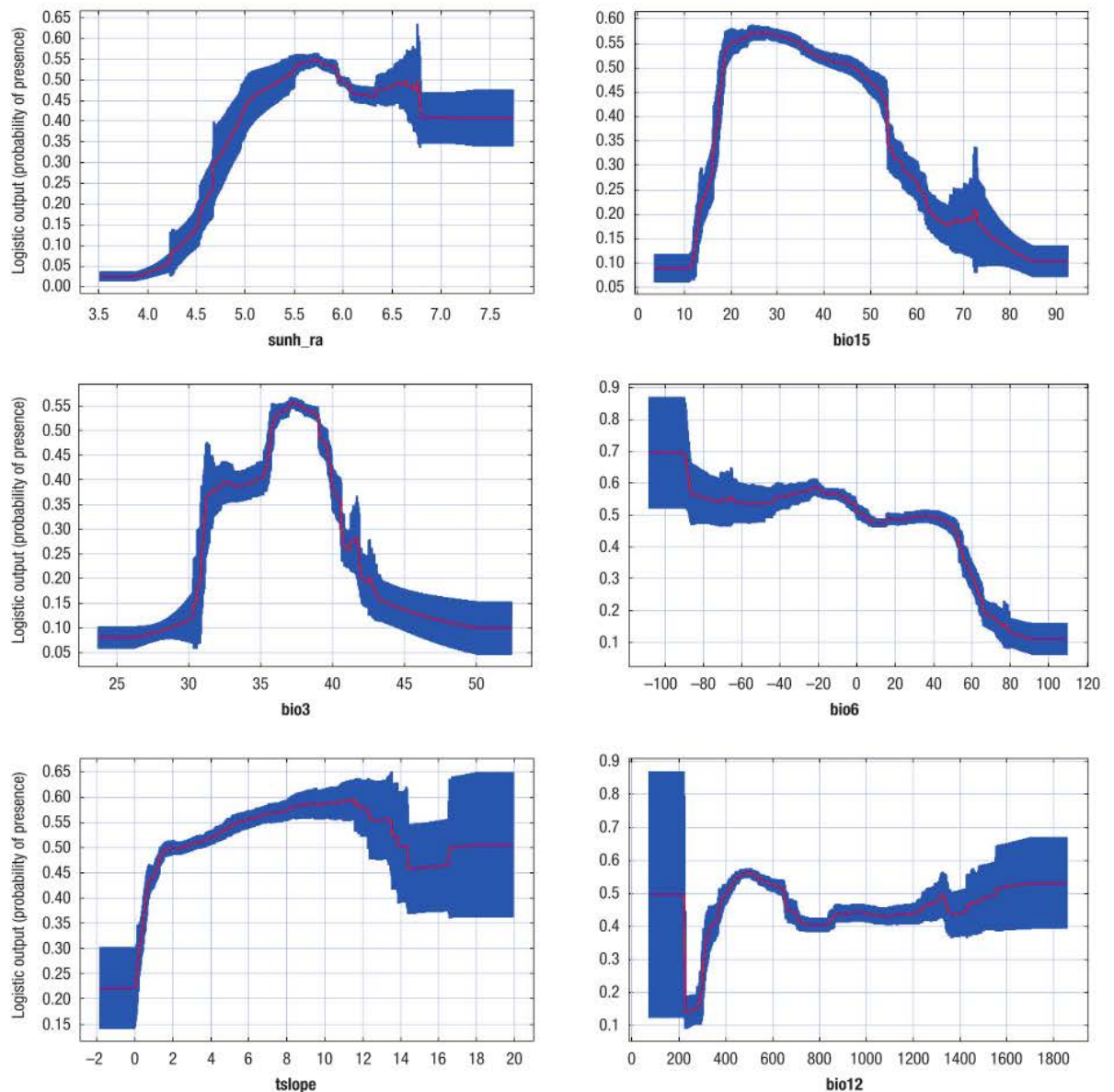


Figure 2. Response curves. The curves show the mean response of the 100 replicate MaxEnt runs (red) and the mean \pm one standard deviation (blue). Each curve represents a MaxEnt model created by using only the corresponding variable. These plots reflect the dependence of predicted suitability on the selected variable. On the Y-axis, logistic output (probability of presence) and on the X-axis (variable value). Abbreviations as follows: sunshine hours range (sunh_ra), precipitation seasonality (bio15), isothermality (bio3), minimum temperature of coldest month (bio6); slope (tslope) and annual precipitation (bio12).

Predicted habitat suitability distribution

Modelling the distribution of *S. scrofa* produced a broad potential distribution that runs across much of Spain (Fig. 3). In general, five areas stand out as the most suitable for the species: 1) the Cantabrian-Basque Mountains; 2) Pyrenees-Catalan Coastal Range; 3)

Iberian System (Valencia-Teruel); 4) Sierras de Cazorla, Sierra Morena and Mountains of Toledo; and 5) the Central System. The highest habitat suitability values (probability of presence per cell ≥ 0.7) coincide in general with upland areas, but also include certain lowland areas such as the Doñana National Park straddling the provinces of Huelva, Cadiz, and Seville,

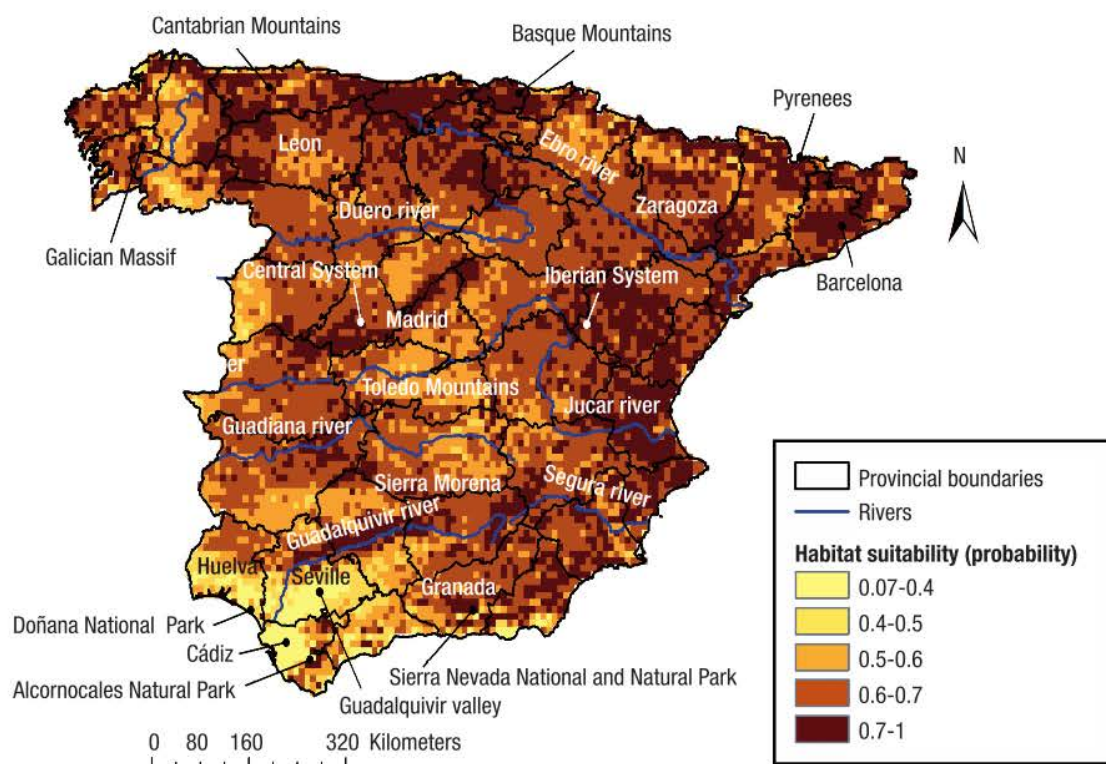


Figure 3. Potential geographic distribution of *Sus scrofa* in Spain (Model). Replicated MaxEnt model for *Sus scrofa* (using 60% and 40% for model fitting and for cross validation, respectively). Model with the maximum value (point-wise) of the 100 output grids.

and the Alcornocales Natural Park in Cadiz province. The unsuitable habitats in Spain (probability of presence per cell ≥ 0.5) were identified in two main areas: 1) provinces of Huelva, Seville, Malaga, and Cadiz; 2) southern Almeria, in southern Spain. The lowest suitability habitats in Spain, in general, the probabilities of presence between 0.5 and 0.6 correspond to many of the major river valleys and depressions such as those of the Miño, Tago, Guadalquivir, Guadiana and Duero rivers, and low suitability areas were also identified in small areas in the north of Huesca and Navarra provinces in northern Spain. The results of the predictive ability measure of the model overlapping on the field data are as follows:

Using the presence records not employed in the model (from the decreased density of presences), observed presence coordinates were seen to coincide with the areas of high and medium probability of wild boar presence predicted by the model. Of the total points of presence not used in the model (3,609 GBIF records plus 119 from other studies), 97.2% of records matched suitability cells. 40.02% of records matched high

suitability cells, 47.49% medium suitability cells, and 10.41% low suitability cells. Only 2.09% of the presence data coincided with cells classified as unsuitable. The data are shown in Table 2 and the coordinates in Suppl. Fig. S3 [pdf online].

Discussion

In this study, the potential distribution of wild boar in Peninsular Spain was effectively predicted by a MaxEnt approach maximizing the use of information from open-source databases. Visualization of the predicted distribution reported in this study was similar to that of previous studies of wild boar distribution in the Euroasiatic zone, in particular in Spain (Spencer & Hampton, 2005; Oliver & Leus, 2008) and in the Iberian Peninsula (Palomo *et al.*, 2007; Araújo *et al.*, 2011a,b; Bosch *et al.*, 2012; Acevedo *et al.*, 2014). However, apart from using a different set of environmental variables, the main difference in the present study is that the fitted model also identifies the varia-

Table 2. The results of the predictive ability measure of the model

Probability model values	Suitability range	Percentage (%) ¹ n = 3,728	Average	SD	Min	Max
0-0.5 (Unsuitable)	0	2.5	0.41	0.089	0.16	0.49
0.5-0.6 (Low suitability)	1	7.73	0.57	0.025	0.5	0.59
0.6-0.7 (Medium suitability)	2	49.74	0.66	0.026	0.6	0.69
0.7-1 (High suitability)	3	40.02	0.75	0.041	0.7	0.94

¹ Percentage of cells classified as unsuitable, or of low, medium, or high suitability for wild boar presence. The 3,728 unused presence records (n = 3,609 from GBIF and 119 from other studies) were overlapped on the model results to test the predictive ability of the model. The meaning of the values of the average, standard deviation (SD), minimum (Min), and maximum (Max) correspond to the total number of presence records in each suitability range (0, 1, 2, and 3).

bles that have the greatest influence on species distribution – thereby providing information regarding the response profile of each variable – and combines their predictability to generate a higher resolution map.

When interpreting these data, it is important to consider that, although we have minimized the correlation between variables included in this model (see in material and methods section), it is possible that the variables reported to have a high percent contribution to the model are not actually the drivers of the distribution of *S. scrofa*. But rather, they are important in the model only because these variables are correlated with environmental variables that were not included in the model. Regardless of whether these parameters directly shape the distribution of *S. scrofa*, or are in fact only correlated with the true (unidentified) drivers of its distribution, these results could be used to identify suitable areas where *S. scrofa* may be found and provide a starting point for experimental work to elucidate the true environmental factors which are most important in driving the current distribution of wild boar in Spain.

In general, high suitability areas are characterized by mountainous terrain with forests, grassland, and sometimes wetlands. Such areas are particularly prevalent on the Central Plateau in the center of the Peninsula (the Central System and Mountains of Toledo), where there are grid cells with adequate environmental conditions (maximum likelihood) for the species occurrence (probability of presence ≥ 0.7). Some of the areas of highest suitability coincide with areas of known high density (western Pyrenees, Sierra Morena and Mountains of Toledo) from where wild boar populations are considered to have dispersed to the northwest and southeast of the Iberian Peninsula (Tellería & Sáez-Royuela, 1985). Nevertheless, the main areas identified as being unsuitable are located in the south

of Spain, in Guadalquivir valley and in the southeast. These areas are characterized by a strong anthropization of the environment. In addition, it is an area where there have been no reported presence of wild boar (Palamo *et al.*, 2007), due to its lack of potential resource for this species (Bosch *et al.*, 2012). According to our model, the specific factors that might be limiting the presence of wild boar in these areas are associated with human footprint, percentage of land areas occupied by bare soil cover and annual minimum of normalized difference vegetation index variables. In the northwest of Spain (closed to Galician Massif) where potential resource for this species had been previously reported (Bosch *et al.*, 2012), certain areas were identified as low suitability possibly due to the few collected presence data.

Of the variables with the greatest influence, precipitation seasonality (coefficient of variation) accounted for most variability in the prediction model. Due to the climatic characteristics of Spain, rainfall typically decreases in summer as in other Mediterranean bioclimatic zones with a high level of seasonal variability in precipitation. The precipitation seasonality variable expresses the variation in the level of rainfall over the different seasons in a given area, which in Spain is associated with latitude. As we move northwards towards the Atlantic bioclimatic region, the coefficient of variation of seasonal rainfall becomes more constant throughout the year, whereas in more southerly, Mediterranean influenced latitudes, the coefficient of variation of seasonal rainfall increases. Hence, at more northerly latitudes, the water regime is characterized by more constant rainfall, while in southern latitudes variation is greater and the rainfall regime is less constant over the year.

Temperature and precipitation have a significant influence on the distribution of terrestrial vertebrate

fauna since these two factors synthesize the flows of energy and water in the ecosystem and substantially limit the global distribution of biodiversity (Hawkins & Porter, 2003; Whittaker *et al.*, 2007). According to Austin (1985), the use of direct selection gradients and resources to calibrate ecological models improves the interpretation of the results. These criteria must be added to the spatial hierarchies that are subject to variables that control the distribution of vegetation (Huntley *et al.*, 1995; Neilson, 1995) since animals depend directly on the food and shelter that vegetation provides and their distribution is more affected by the structural characteristics of the vegetation than by other factors (except for human impact) (Markina-Lamonja, 1998). Bearing in mind the aforementioned points and the fact that Spain has a high level of species biodiversity (UNESCO, 1977; De Miguel, 1999; Ruiz de la Torre, 2002; Sainz *et al.*, 2010) and a great variety of habitats (due to topographic heterogeneity, climatic contrasts, complex geomorphology, and notable geographical and lithological partitioning), we can select either climatic variables, which determine distribution patterns at large scales (*e.g.* peninsular or European scale) using coarse resolutions (grid cells of 1-10 km²), or topographical and geological variables. Taking these aspects into consideration, through these gradients and ecological predictors, we were able to capture much of the study area's ecological and environmental variability and thus predict the potential distribution of wild boar in Spain with reasonable accuracy.

As stated in our results, the ecological predictor that best forecasts the presence of wild boar in Spain is precipitation associated with the energy flow in the ecosystem (precipitation, temperature, and sunshine hours), complemented by other factors such as slope and the diversity of terrain topography, vegetation structure and, in general, the low levels of human disturbance.

Due to the large variations in factors such as altitude, temperature, and climate that exist in Spain, the country possesses a high degree of habitat heterogeneity. Wild boar occupy a variety of habitats in Spain, from sea level to an altitude of around 2,400 m, with temperatures in the range -14.8-36.3°C and annual rainfall levels in the range 214-1,949 mm (Araújo *et al.*, 2011a). These ranges for wild boar habitats are supported by our results as shown by the response curves for precipitation and temperature: annual precipitation (bio12) in the range 400-1,800 mm, minimum temperature of coldest month (bio6) in the range -10-10°C

(Fig. 2), and maximum temperature of warmest month (bio5) in the range 10-40°C.

According to the presence probability expressed by the previously described response curves, there is a direct relationship between wild boar presence and environmental factors. Bioclimatic levels depend on direct and indirect resource gradients including flow variables such as energy and water temperature, sunshine hours, and rainfall, which also vary depending on altitude, longitude, and orientation (abiotic interactions). These sets of gradients either limit or encourage environmental conditions in which different types of vegetation adapted to these biotopes can thrive. Hence, wild boar presence is also linked directly to the type of vegetation (land cover) since it provides the habitat in which boars develop and survive. It is important to note that apart from rainfall, water input may also come in the form of dew in areas of high environmental humidity or from the alteration of the ecosystem balance associated with modern agriculture through water supply using new water infrastructures. Huge steppe areas have been becoming irrigated, with high productivity in crops; thus artificially providing food and shelter for animals and finally causing authentic population explosions of these suids in Europe during the last decades (Sáez-Royuela & Tellería, 1986). This species, along with others, found here an opportunity to colonize an environment, *a priori*, not suitable for them. One of the most predominant species in these "wet deserts" is corn (*Zea mays*), forming large areas of this crop. These cornfields act as an "artificial forest" with abundant food, shelter or refuge, tranquility and water, *i.e.*, an ideal artificial and temporary habitat for wild boar.

However, this variability in the data is not taken into account in this study because the large-scale distribution of this crop in Spain is not available to date. More accurate estimates of the geographical distribution of the species would require more sophisticated methodological approaches, which may explicitly include the mechanisms responsible for local population dynamics (Keith *et al.*, 2008; Anderson *et al.*, 2009), that is, dispersal mechanisms and biotic interactions (Araújo & Luoto, 2007; Hirzel & Le Lay, 2008), limiting dispersion factors (*i.e.* natural or artificial geographical barriers), and the role of absences data (Lobo *et al.*, 2010).

It is important to take note of the limitations of the AUC statistic when true instances of absence are not available to validate the model error as previously

described (Lobo *et al.*, 2008; Peterson *et al.*, 2008; Jiménez-Valverde, 2012). Depending on the species and the territory, the factors causing these absences vary. Unfortunately, in the case of the wild boar, absence data are not available and they are difficult to estimate accurately, largely owing to the high ecological plasticity of this species and the human factors that affect it (e.g. introduction for hunting). Therefore, future research should be geared to identifying these absences and developing real wild boar (realized) distributions in order to improve our predictive ability and to validate the model error (Jiménez-Valverde, 2012).

The inclusion of biotic interactions or absence data, for instance, in these models gives more realistic distributions (Araújo & Luoto, 2007; Heikkinen *et al.*, 2007; Baselga & Araújo, 2009). Unfortunately, the use of these factors is still under study and it was not possible to include them in our model.

Other models capable of estimating the response of species to climate change or other changes in the environment are still at an experimental stage (Brook *et al.*, 2009) and require parameters that are not available for most species. However, a number of approaches for analyzing the influence of climate change and in current conditions have been developed for the study of wild boar in the Iberian Peninsula (Araújo *et al.*, 2011a,b).

Finally, the predictive ability of the model was assessed using field data as described above (Lobo *et al.*, 2008). The results showed many habitat suitability areas in the sampling points of other authors and presences that were not used in the model but which coincide with actual *Sus scrofa* field occurrence localities, which confirms the model accuracy at these points (Suppl. Fig. S3 [pdf online]). The results show that the predictive ability of the model is high in the areas where we compare the species' presence and that the error is quite acceptable since only 2.09% of the 3,728 presence records distributed throughout Spain coincided with cells classified as unsuitable. However, it is worth noting that these latter records were located very close to cells with good habitat suitability for the species (Suppl. Fig. S3 [pdf online]).

Habitat models provide information about the environmental requirements of species, facilitate the application of this information, and fill the gap between science and management by focusing on conservation biology (Elith *et al.*, 2006; Phillips *et al.*, 2006; Peterson *et al.*, 2011). The model generated will help identify areas where hunting is of concern, that are

close to urban or rural centers where wild boars are more likely to cause traffic accidents, and those that are near croplands. This in turn facilitates the detection of true hotspot contact areas between wild boar and livestock and dispersion corridors for this species between countries, particularly those located in the altitudinal range of 500-2,500 m a.s.l. The temperature and precipitation characteristics in this altitudinal zone favor the presence of wild boar and are reflected in the variety of altitudinal environments that arise in the transition from Atlantic to Mediterranean bioclimatic areas.

Unfortunately, data of presence from Portugal are not currently available. It would have been very interesting to have interpreted the results with data from this country because its Atlantic climate probably influences wild boar populations in a different way. Bearing in mind that to obtain a distribution model for a species such as wild boar with a worldwide range, the selection and interpretation of environmental and climatic variables should be done very carefully as very significant regional peculiarities exist and these variables may not fully explain the probability of presence. Other variables related to biotic interaction and absence data could be added to the analysis to help determine the best explanation for the presence of the species. However, these data are not currently available.

Acevedo *et al.* (2014) have recently published a study focused on Spain determining the abundance of wild boar that is based on hunting yields and environmental predictors (above all climatic predictors and predictors related to the most important land cover for wild boar). Previously, Bosch *et al.* (2012) undertook a complete review and used a standardized European land-cover program to develop a habitat suitability map for the Iberian Peninsula which, moreover, included a unified habitat and a density map per grid cell. Suitable potential habitats where the wild boar might thrive were determined on the basis of selected land uses and assigned specific weights related to the land's ability to supply food and/or shelter to the wild boar.

Both of these studies used hunting data but both seem to oversimplify the true situation given that they did not employ various important – but currently unavailable – biological variables such as biotic interactions. Much effort – including the present study, in which a probability of presence score is calculated that gives the habitat suitability index per grid cell – has been made to typify wild boar habitat in Spain since the first potential habitat model for wild boar using

presence data and environmental variables was presented in 2012 (Bosch *et al.*, unpublished data). We anticipate that these studies can be used to compare strategies, results, and methodologies to obtain an ever-more exact map of wild boar distribution, abundance, and density in Spain.

One of the inherent challenges in the present study was to develop a methodology based on presence data rather than hunting data since many authors have criticized the use of the latter as a source of data in scientific or technical work given that, among other reasons, hunting statistics are often incomplete, disperse, and rarely homogeneous over time. Likewise, the complexity of hunting practices is great since there are many different methods of hunting; hunting effectiveness varies and there is great heterogeneity in hunting grounds and management practices (Martínez-Jauregui *et al.*, 2011; Sarasa & Sarasa, 2013). In general, the results of the present study do not differ greatly from those obtained using other methods.

This fact implies that the models that use hunting data to calculate densities (Bosch *et al.*, 2012) or abundances (Acevedo *et al.*, 2014) may be as valid as those that are based on presence data since they are very similar when compared on a spatial level. A large number of methods and techniques exist and all require distinct types of data and generate results with differing predictive abilities. Nevertheless, the tendency of the SDM (species distribution models) is to use consensus methods to combine predictions (Laplace, 1820; Thuiller, 2004; Araújo & New, 2007) in order to decrease the predictive uncertainty of single models (Araújo *et al.*, 2005). Only through the efforts such as those of the present study and the other abovementioned studies will it be possible to develop a fully accepted method that will improve the prediction of wild boar distribution in Spain.

Our model generates highly accurate predictions, as confirmed by satellite images and field surveys and could be used in studies concerning the distribution, management, and conservation of wild boar and wildlife research in general.

Acknowledgements

The research leading to these results has received funding from the European Union's Seventh Framework Programme (FP7/2007-2013) under grant agreement n° 311931.

References

- Abaigar T, 1993. Régimen alimentario del jabalí (*Sus scrofa*, L. 1758) en el sureste ibérico. Doñana Acta Vert 20(1): 35-48.
- Acevedo P, Quiros-Fernandez F, Casal J, Vicente J, 2014. Spatial distribution of wild boar population abundance: Basic information for spatial epidemiology and wildlife management. Ecol Indic 36: 594-600.
- Anderson BJ, Akçakaya HR, Araújo MB, Fordham DA, Martínez-Meyer E, Thuiller W, Brook BW, 2009. Dynamics of range margins for metapopulations under climate change. Proc R Soc B 276: 1415-1420.
- Araújo MB, Luoto M, 2007. The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. Glob Chang Biol 16: 743-753.
- Araújo MB, New M, 2007. Ensemble forecasting of species distributions. Trends Ecol Evol 22: 42-47.
- Araújo MB, Guilhaumon F, Neto DR, Pozo I, Calmaestra R, 2011a. Biodiversidade e alterações climáticas/biodiversidad y alteraciones climáticas. Ministerio do Ambiente e Ordenamiento do Território & Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino. Lisboa /Madrid. 656 pp. Available in http://www.ibiochange.mncn.csic.es/iberia-change/wordpress/wp-content/uploads/2008/07/Libro-1-junio-2012.pdf?goback=.gdc_2716697_member_121228272. [15 September 2012].
- Araújo MB, Guilhaumon F, Neto DR, Pozo I, Calmaestra R, 2011b. Impactos, vulnerabilidad y adaptación al cambio climático de la biodiversidad española. 2. Fauna de vertebrados. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino. Madrid, 640 pp. Available in http://www.magrama.gob.es/es/biodiversidad/temas/inventarios-nacionales/inventariospecies-terrestres/efectos_cambio_climatico.aspx. [02 July 2012].
- Araújo MB, Whittaker RJ, Ladle RJ, Erhard M, 2005. Reducing uncertainty in projections of extinction risk from climate change. Global Ecol Biogeogr 14: 529-538.
- Austin MP, 1985. Continuum concept, ordination methods, and niche theory. Annu Rev Ecol Syst 16: 39-61.
- Baldwin RA, 2009. Use of maximum entropy modeling in wildlife research. Entropy 11(4): 854-866.
- Baselga A, Araújo MB, 2009. Individualistic vs. community modelling of species distributions under climate change. Ecography 32: 55-65.
- Benito de Pando B, Peñas de Giles J, 2007. Aplicación de modelos de distribución de especies a la conservación de la biodiversidad en el sureste de la Península Ibérica. GeoFocus (Artículos) 7: 100-119.
- Bosch J, Peris S, Fonseca C, Martínez M, De la Torre A, Iglesias I, Muñoz MJ, 2012. Distribution, abundance and density of the wild boar, *Sus scrofa* L., on the Iberian Peninsula, based on the CORINE program and hunting statistics. Folia Zool 61(2): 138-151.
- Brook BW, Akçakaya HR, Keith DA, Mace GM, Pearson RG, Araújo MB, 2009. Integrating bioclimate with population models to improve forecasts of species extinctions under climate change. Biol Lett 5: 723-725.

- Colino-Rabanal VJ, Bosch J, Muñoz MJ, Peris SJ, 2012. Influence of new irrigation croplands on wild boar *Sus scrofa* road kills in NW Spain. *Anim Biodiv & Conserv* 35(2): 97-102.
- De Candolle AI, 1855. *Géographie botanique raisonnée*. Masson, Paris.
- De la Torre A, Bosch J, Iglesias I, Muñoz MJ, Mur L, Martínez-López B, Martínez M, Sánchez-Vizcaíno JM, 2013. Assessing the risk of African swine fever introduction into the European Union by wild boar. *Transbound Emerg Dis* doi:10.1111/tbed.12129.
- De Miguel JM, 1999. Nature and configuration of the agricultural-forestry-pasture landscape in the conservation of biological diversity in Spain. *Rev Chil Hist Nat* 72: 547-557.
- De Miguel JM, 2002. Ecología, diversidad y desarrollo sostenible en sistemas agroforestales tradicionales en España. *Cuad Soc Esp Cien For* 14: 23-32.
- DiMiceli CM, Carroll ML, Sohlberg A, Huang C, Hansen MC, Townshend JRG, 2011. Annual global automated MODIS vegetation continuous fields (MOD44B) at 250 m spatial resolution for data years beginning day 65, 2000-2010, Collection 5 Percent Tree Cover, University of Maryland, College Park, MD, USA.
- Ellenberg H, 1988. *Vegetation ecology of Central Europe*, 4th ed. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Elith J, Leathwick JR, 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 40: 677-697.
- Elith J, Graham CH, Anderson RP, Dudík M, Ferrier S, Guisan A, Hijmans RJ, Huettmann F, Leathwick J, Lehmann A, *et al.*, 2006. Novel methods improve prediction of species distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151.
- Elith J, Phillips SJ, Hastie T, Dudík M, Chee YE, Yates CJ, 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity Distrib* 17: 43-57.
- Ferrier S, 2002. Mapping spatial pattern in biodiversity for regional conservation planning: Where to from here? *Syst Biol* 51: 331-363.
- Fielding AH, Bell JF, 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environ Conserv* 24(1): 38-49.
- Fithian W, Hastie T, 2013. Finite-sample equivalence of several statistical models for presence-only data. *Ann Appl Stat* 7(4): 1917-1939.
- García M, Maldonado J, Morla C, Sainz H, 2002. Fito-geografía histórica de la península Ibérica. In: *La diversidad biológica de España* (Pineda FD, de Miguel JM, Casado JM, Montalvo J, eds.), Pearson Educación, Prentice Hall, Madrid. pp: 45-63.
- Guisan A, Zimmermann NE, 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol Model* 135(2-3): 147-186.
- Guisan A, Thuiller W, 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecol Lett* 8(9): 993-1009.
- Hansen MC, DeFries RS, Townshend JRG, Carroll M, Dimiceli C, Sohlberg RA, 2003. Global percent tree cover at a spatial resolution of 500 meters: First results of the MODIS vegetation continuous fields algorithm. *Earth Interact* 7: 1-15.
- Hawkins BA, Porter EE, 2003. Relative influences of current and historical factors on mammal and bird diversity patterns in deglaciated North America. *Glob Ecol Biogeogr* 12: 475-481.
- Heffner RA, Butler MJ, Reilly CK, 1996. Pseudoreplication revisited. *Ecology* 77: 2558-2562.
- Heikkinen R, Luoto M, Virkkala R, Pearson RG, Körber JH, 2007. Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macro-scales. *Glob Ecol Biogeogr* 16: 754-763.
- Hernández PA, Graham CH, Master LL, Albert DL, 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29: 773-785.
- Herrero J, Irizar I, Laskurain NA, García-Serrano A, García-González R, 2005. Fruits and roots: wild boar foods during the cold season in the southwestern Pyrenees. *Ital J Zool* 72(1): 49-52.
- Herrero J, García-Serrano A, Couto S, Ortuño V, García-González R, 2006. Diet of wild boar *Sus scrofa* L. and crop damage in an intensive agroecosystem. *Eur J Wildl Res* 52: 245-250.
- Hirzel AH, Le Lay G, 2008. Habitat suitability modelling and niche theory. *J Appl Ecol* 45: 1272-1381.
- Hijmans RJ, van Etten J, 2012. Raster: Geographic analysis and modeling with raster data. R package version 2.0-12. Available in <http://CRAN.R-project.org/package=raster> [10 December 2012].
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A, 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol* 25(15): 1965-1978.
- Hull V, Zhang J, Zhou S, Huang J, Viña A, Liu W, Tuanmu MN, Li R, Liu D, Liu D, Xu W, *et al.* 2014. Impact of livestock on giant pandas and their habitat. *J Nat Conserv* 22(3): 256-264.
- Huntley B, Berry PM, Cramer W, McDonald AP, 1995. Modelling present and potential future ranges of some European higher plants using climate response surfaces. *J Biogeogr* 22(6): 967-1001.
- Jiménez-Valverde A, 2012. Insights into the area under the receiver operating characteristic curve (AUC) as a discrimination measure in species distribution modelling. *Global Ecol Biogeogr* 21: 498-507.
- Keith DA, Akçakaya HR, Thuiller W, Midgley GF, Pearson RG, Phillips SJ, Regan H, Araújo M, Rebelo T, 2008. Predicting extinction risks under climate change: Coupling stochastic population models with dynamic bioclimatic habitat models. *Biol Lett* 4: 560-563.
- Keuling O, Baubet E, Duscher A, Ebert C, Fischer C, Monaco A, Podgórski T, Prevot C, Ronnenberg K, Sodeikat G, 2013. Mortality rates of wild boar *Sus scrofa* L. in central Europe. *Eur J Wildl Res* 59(6): 805-814.
- Laplace PS, 1820. *Théorie analytique des probabilités*. Courcier. Paris.
- Lawler JJ, White D Neilson, RP, Blaustein AR, 2006. Predicting climate-induced range shifts: model differences and model reliability. *Glob Chang Biol* 12: 1-17.

- Lobo JM, Jiménez-Valverde A, Real R, 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Glob Ecol Biogeogr* 17(2): 145-151.
- Lobo JM, Jiménez-Valverde A, Hortal J, 2010. The uncertain nature of absences and their importance in species distribution modelling. *Ecography* 33: 103-114.
- Long JL, 2003. Introduced mammals of the world. CSIRO Publishers, Collingwood, Australia.
- Manel S, Williams HC, Ormerod SJ, 2001. Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account prevalence. *J Appl Ecol* 38: 921-931.
- Markina-Lamonja FA, 1998. Estudio de las poblaciones de corzo (*Capreolus capreolus* L.) y jabalí (*Sus scrofa* L.) y análisis de su explotación cinegética en el territorio histórico de Álava. Doctoral thesis. University of León, Spain.
- Marmion M, Parviainen M, Luoto, M, Heikkinen RK, Thuiller W, 2009. Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Divers Distrib* 15: 59-69.
- Martí R, del Moral JC (Eds.), 2003. Atlas de las aves reproductoras de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza-Sociedad Española de Ornitología. Madrid.
- Martínez-Jauregui M, Arenas C, Herruzo AC, 2011. Understanding long-term hunting statistics: the case of Spain (1972-2007). *Forest Syst* 20(1): 139-150.
- Massei G, Genov P, 2004. The environmental impact of wild boar. *Galemys* 16: 135-145.
- Mateo RG, Croat TB, Felicísimo AM, Muñoz J, 2010. Profile or group discriminative techniques? Generating reliable species distribution models using pseudo-absences and target-group absences from natural history collections. *Divers Distrib* 16: 84-94.
- Melis C, Szafranska PA, Jędrzejewska B, Bartoń K, 2006. Biogeographical variation in the population density of wild boar (*Sus scrofa*) in western Eurasia. *J Biogeogr* 33: 803-811.
- Neilson RP, 1995. A model for predicting continental-scale vegetation distribution and water balance. *Ecol Appl* 5 (2): 362-385.
- Oliver W, Leus K, 2008. *Sus scrofa*. In: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Vers. 2012.2. Available in www.iucnredlist.org [11 February 2012].
- Palomo LJ, Gisbert J, Blanco JC, 2007. Atlas y libro rojo de los mamíferos terrestres de España. Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid, 588 pp.
- Papanastasis VP, Mantzanas K, Dini-Papanastasi O, Ispikoudis I, 2009. Traditional agroforestry systems and their evolution in Greece. In: *Agroforestry in Europe: current status and future prospects* (Rigueiro-Rodríguez A, McAdam J, Mosquera-Losada MR, eds). Springer Science + Business Media B.V., Dordrecht, pp: 89-109.
- Pardini A, 2009. Agroforestry systems in Italy: traditions towards modern management. In: *Agroforestry in Europe: current status and future prospects* (Rigueiro-Rodríguez A, McAdam J, Mosquera-Losada MR, eds). Springer Science + Business Media BV, Dordrecht, pp: 255-267.
- Pearce J, Ferrier S, 2000. Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. *Ecol Model* 133: 225-245.
- Peris S, Baquedano R, Sánchez A, Pescador M, 2005. Mortalidad del jabalí (*Sus scrofa*) en carreteras de la provincia de Salamanca (NO de España). ¿Influencia de su comportamiento social? *Galemys* 17 (1-2): 13-23.
- Peterson AT, Papes M, Soberón J, 2008. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecol Model* 213: 63-72.
- Peterson AT, Soberón J, Pearson RG, Anderson RP, Martínez-Meyer E, Nakamura M, Araújo MB, 2011. *Ecological niches and geographic distributions* (MPB-49). Princeton University Press.
- Phillips S, 2008. Response to transferability and model evaluation in ecological niche modelling. *Ecography* 31: 272-278.
- Phillips SJ, Dudík M, 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31: 161-175.
- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE, 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol Model* 190: 231-259.
- Pinzon J, Brown ME, Tucker CJ, 2005. Satellite time series correction of orbital drift artifacts using empirical mode decomposition. In: *Hilbert-Huang Transform: introduction and applications* (Huang NE & Shen SSP, eds). World Sci Publ Co. Pte. Ltd, Singapore. pp: 167-186.
- Podgórski T, Baś G, Jędrzejewska B, Sönnichsen L, Śnieżko S, Jędrzejewski W, Okarma H, 2013. Spatiotemporal behavioral plasticity of wild boar (*Sus scrofa*) under contrasting conditions of human pressure: primeval forest and metropolitan area. *J Mammal* 94: 109-119.
- Prasad AM, Iverson LR, Liaw A, 2006. Newer classification and regression tree techniques: bagging and random forests for ecological prediction. *Ecosystems* 9: 181-199.
- Rosell C, Herrero J, 2007. *Sus scrofa* Linnaeus, 1758. In: *Atlas y libro rojo de los mamíferos terrestres de España* (Palomo LJ, Gisbert J, Blanco JC, eds). Dirección General para la Biodiversidad-SECEM-SECEMU, Madrid (Spain), pp: 348-351.
- Rosell C, Fernández-Llario P, Herrero J, 2001. El jabalí (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758). *Galemys* 13: 1-25.
- Ruiz de la Torre J, 2002. Vegetación forestal española. In: *La diversidad biológica de España* (Pineda FD, de Miguel JM, Casado MA, Montalvo J, coords.). Prentice Hall, Madrid (Spain). pp: 65-79.
- Sáez-Royuela C, Tellería JL, 1986. The increased population of the wild boar (*Sus scrofa* L.) in Europe. *Mammal Review* 16: 97-101.
- Sainz H, Sánchez de Dios R, García-Cervigón A, 2010. La cartografía sintética de los paisajes vegetales españoles: una asignatura pendiente en geobotánica. *Ecología* 23: 249-272.
- Sanderson E, Jaiteh M, Levy M, Redford K, Wannebo A, Woolmer G, 2002. The human footprint and the last of the wild. *Bioscience* 52(10): 891-904.

- Sarasa M, Sarasa JA, 2013. Intensive monitoring suggests population oscillations and migration in wild boar *Sus scrofa* in the Pyrenees. *Anim Biodivers Conserv* 36(1): 79-88.
- Schley L, Dufrêne M, Krier A, Frantz AC, 2008. Patterns of crop damage by wild boar (*Sus scrofa*) in Luxembourg over a 10-year period. *Eur J Wildl Res* 54: 589-599.
- Spencer PBS, Hampton JO, 2005. Illegal translocation and genetic structure of feral pigs in Western Australia. *J Wildl Manag* 69: 377-384.
- Stockwell D, Peters D, 1999. The GARP modelling system: Problems and solutions to automated spatial prediction. *Int J Geogr Inf Sci* 13: 143-158.
- Suri M, Hofierka J, 2004. A new GIS-based solar radiation model and its application to photovoltaic assessments. *Trans GIS* 8:175-190.
- Taylor R, Hellgren E, Gabor T, Ilse L, 1998. Reproduction of feral pigs in Southern Texas. *J Mammal* 79 (4): 1325-1331.
- Tellería JL, Sáez-Royuela C, 1985. L'evolution demographique du sanglier (*Sus scrofa*) en Espagne. *Mammalia* 49(2): 195-202.
- Thuiller W, 2004. Patterns and uncertainties of species' range shifts under climate change. *Global Change Biol* 10(12): 2020-2027.
- Tsoar A, Allouche O, Steinitz O, Rotem D, Kadmon R, 2007. A comparative evaluation of presence-only methods for modeling and mapping studies, NA94apr15b.n11-VIg, 2.0, Global Land Cover Facility, University of Maryland, College Park, Maryland 04/15/1994.
- Tucker CJ, Pinzon JE, Brown ME, Slayback D, Pak EW, Mahoney R, Vermote EF, El Saleous N, 2005. An extended AVHRR 8-km NDVI data set compatible with MODIS and SPOT vegetation NDVI data. *Int J Remote Sens* 26(20): 4485-5598.
- UNESCO, 1977. Mediterranean forest and maquis: ecology, conservation and management. MaB technical notes 2, France, 79 pp.
- USGS, 2004. Shuttle radar topography mission, 1 arc second scene SRTM_u03_n008e004, Unfilled Unfinished 2.0, Global Land Cover Facility, University of Maryland, College Park, Maryland, February 2000.
- Vitorino FJ, Fonseca JM, 2004. Wild boar in Portugal. *Galemys* 16 (NE): 243-251.
- Von Humboldt A, Bonpland A, 1807. Essai sur la géographie des plantes. Facsimile reprint, Sherborn Fund no 1. Society for the Bibliography of Natural History, London.
- Whittaker RJ, Nogués-Bravo D, Araújo MB, 2007. Geographical gradients of species richness: a test of the water-energy conjecture of Hawkins *et al.* (2003) using European data for five taxa. *Glob Chang Biol* 16: 76-89.
- Wood GW, Barrett RH, 1979. Status of wild pigs in the United States. *Wildl Soc Bull* 7: 237-246.
- Woodward FI, 1987. Climate and plant distribution. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 174 pp.

Publicación III

ORIGINAL ARTICLE

Assessing the Risk of African Swine Fever Introduction into the European Union by Wild Boar

A. De la Torre¹, J. Bosch¹, I. Iglesias¹, M. J. Muñoz¹, L. Mur², B. Martínez-López^{2,3}, M. Martínez¹ and J. M. Sánchez-Vizcaíno²

¹ CISA/INIA, Animal Health Research Center, Valdeolmos, Spain

² VISAVET Center and Animal Health Department, Veterinary School, Complutense University of Madrid, Madrid, Spain

³ IREC (CSIC-UCLM-JCCM), Research Institute of Hunting Resources, Ciudad Real, Spain

Keywords:

African swine fever; risk assessment; European Union; wild boar pathway

Correspondence:

A. De la Torre. CISA/INIA, Animal Health Research Center, Valdeolmos 28130, Madrid, Spain. Tel.: +34 91 620 23 00; Fax: +34 91 620 22 47; E-mail: torre@inia.es

Received for publication January 23, 2013

doi:10.1111/tbed.12129

Summary

The presence of African swine fever (ASF) in the Caucasus region and Russian Federation has increased concerns that wild boars may introduce the ASF virus into the European Union (EU). This study describes a semi-quantitative approach for evaluating the risk of ASF introduction into the EU by wild boar movements based on the following risk estimators: the susceptible population of (1) wild boars and (2) domestic pigs in the country of origin; the outbreak density in (3) wild boars and (4) domestic pigs in the countries of origin, the (5) suitable habitat for wild boars along the EU border; and the distance between the EU border and the nearest ASF outbreak in (6) wild boars or (7) domestic pigs. Sensitivity analysis was performed to identify the most influential risk estimators. The highest risk was found to be concentrated in Finland, Romania, Latvia and Poland, and wild boar habitat and outbreak density were the two most important risk estimators. Animal health authorities in at-risk countries should be aware of these risk estimators and should communicate closely with wild boar hunters and pig farmers to rapidly detect and control ASF.

Introduction

African swine fever (ASF) is considered to be one of the most devastating diseases of swine. In June 2007, ASF was first reported in the Caucasus region of Georgia, and since then, it has spread to four neighbouring countries. Since the beginning of the epidemic, direct contact between infected wild boars and domestic pigs has played a central role in the spread of the disease (Gogin et al., 2013; Oganessian et al., 2013). Most of these domestic pigs range freely in backyard farms, which usually have poor or no biosecurity measures. Wild boars have played a similarly significant role in past ASF epidemics (Louza et al., 1989; Mannelli et al., 1998; Sánchez-Vizcaíno and Arias, 2012). Nevertheless, evidence indicates that the ASF virus does not persist for a long time in isolated wild boar populations unless the boars become re-infected through contact with domestic pigs or they feed on contaminated swill (Mur et al., 2012a).

Given the uncontrolled spread of ASF north-west across the Caucasus region and the Russian Federation, concerns have increased that ASF will spread to European countries through wild boar incursions (Roberts et al., 2011; Sánchez-Vizcaíno et al., 2012, 2013; Costard et al., 2013). This may have devastating economic consequences, as pig production makes up the largest part of livestock and meat production in the EU, with 22 million tons of pig meat produced in 2010 (EUROSTAT). To prevent this from happening, countries along the eastern border of the EU need to develop and implement appropriate surveillance and warning systems for early detection and rapid response against the disease.

To date, research about risk of ASF introduction into the EU has focused on introduction through legal import of live pigs (Mur et al., 2012b), animal transport routes (Mur et al., 2012c) and imports of illegal animals and animal products (Costard et al., 2012). Most studies have not

assessed in detail the risk of ASF introduction through wild boar movements.

The scarcity of studies assessing risk of ASF introduction into the EU through wild boars is in large part due to the lack of data on wild boar abundance and distribution in Europe. Indeed, research on diseases shared by domestic livestock and wildlife is often limited by a lack of information on the abundance of susceptible wildlife populations in the area under study. To fill this gap, the model developed by Bosch et al. (2012a) for estimating wild boar density and distribution may be useful. As the authors suggest, the method may be applied for wild boar density in other territories of the European Union.

The objective of this study was to develop a semi-quantitative approach to evaluate the risk of ASF introduction into the EU through wild boars from non-EU countries along the EU border. This method has been applied to generate risk estimates of ASF introduction into the EU countries. This approach may make surveillance systems more effective at early detection of ASF cases in the EU. To explain the method and facilitate its adaptation to other infectious diseases, countries, and regions where the wild boars may play a role, we discuss the assumptions and parameterization of the model.

Materials and Methods

Study area

The study area (Fig. 1) included the following non-EU countries of origin: Russia, Belarus, Ukraine, Moldova and Turkey. It also included the following EU target countries: Finland, Estonia, Latvia, Lithuania, Poland, Slovakia, Hungary, Romania, Bulgaria and Greece. The study area covered the wild boar distribution range described by Genov (1981), extending from 35 degrees South to 65 degrees North, with a surface of 19 940 836 km². The administrative unit of analysis was defined to be the country.

Studies using the capture–mark–recapture technique indicate that 75–90% of wild boars are recaptured within 10 km of where they were first captured (Boisaubert and Klein, 1984; Spitz et al., 1984; Keuling et al., 2010). Therefore, we assumed that only EU countries sharing borders with non-EU countries containing wild boars were at risk of ASF introduction.

Model details

The semi-quantitative methodology developed here to analyse the risk of ASF introduction into the EU by wild boars is similar to that used to assess risk of ASF introduction into the EU through pathways not involving wild boars (Costard et al., 2012; Mur et al., 2012b). The method here assigns values to several risk estimators to generate an index that

can be used to compare different European countries. Data were gathered on the following seven risk estimators: the susceptible population of (1) wild boars and (2) domestic pigs in the country of origin; the outbreak density in (3) wild boars and (4) domestic pigs in the countries of origin; the (5) suitable habitat for wild boars along the EU border; and the distance between the EU border and the nearest ASF outbreak in (6) wild boars or (7) domestic pigs. Data on these estimators were converted to a ranked risk and combined in the model to obtain the relative risk value for each country. We assumed that wild boar would first become infected either (i) by contact with wild boars infected during an ASF outbreak among wild boars or (ii) by contact with domestic pigs infected during an outbreak among domestic pigs. Subsequently, the infected wild boar would leave the country of origin and enter the target EU country.

The following paragraphs describe in detail the principal model inputs.

Wild boar population density in the countries of origin (WBD)

The mean wild boar density (number of heads/km²) was obtained for each country of origin from the FAO (Eroglu, 1995; Melis et al., 2006; FAO EMPRES WATCH, 2010). Data were available down to the first level of the country subdivision for all countries except the smallest one, Moldova, for which only national-level data were available.

Domestic pig population density in the countries of origin (DPD)

Mean backyard pig density (number of heads/km²) was obtained for each country of origin from the FAO (FAO Empress Watch). The spatial resolution of the data was approximately 5 km.

Density of ASF outbreaks in wild boars in countries of origin (WBO)

Data on wild boar ASF outbreaks were gathered from the OIE (WAHID) for the period 2007–2012. The outbreak locations were transformed into a density map using kernel smoothing techniques (Spatial Analyst Kernel Density in ArcMap 9.3.1. GIS software, ESRI®, Redlands, CA, USA), and the mean outbreak density in each country of origin was redefined as the density of ASF outbreaks in wild boars (WBO) in that country. As transmission of infectious disease is more likely if the at-risk individuals are close in both space and time (Pfeiffer et al., 2008), we applied a radius of 15° to expand the outbreak density across the non-EU countries of origin and generate a mean WBO value for each country of origin. We assumed that the higher the outbreak density and the shorter the distance between the infected and at-risk individuals were, the higher was the risk of wild boar infection. Geographical areas where physi-

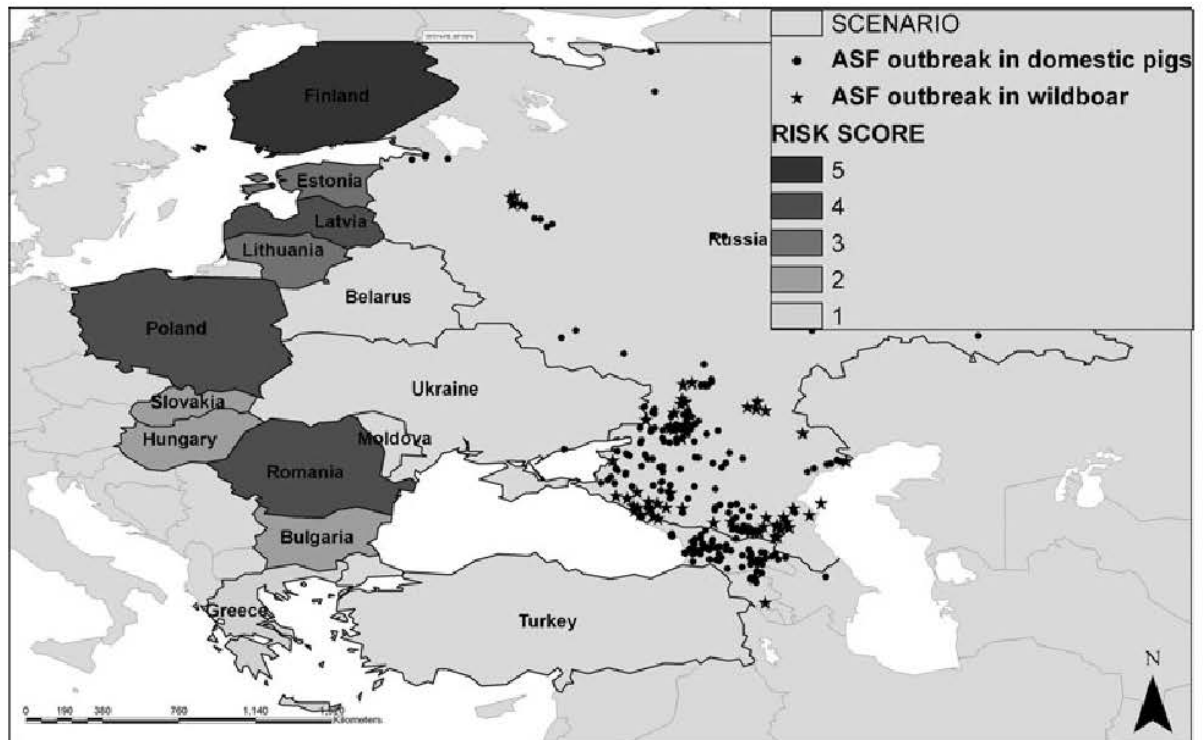


Fig. 1. Probability of ASFV introduction into EU by wild boar. Risk value of 0 should be expected for other EU countries not included in the scenario of study.

cal barriers prevent wild boar movement were not considered; for example, we did not consider Turkey because we assumed the probability to be negligible that a wild boar would cross the Bosphorus or Dardanelles straits or the Marmara Sea. The Bosphorus strait, with a width of 3329 m, acts as a natural barrier that prevents contact between the wild boar populations on either side.

Density of ASF outbreaks in domestic pigs in countries of origin (DPO)

Data on domestic pig outbreaks were gathered from the OIE (WAHID) for the period 2007–2012. The spatial distribution of ASF in domestic pig outbreaks was modelled using kernel density estimations with a radius of 15°, leading to estimates of the mean density of ASF outbreaks in domestic pigs in each country of origin (DPO). We assumed that the higher the outbreak density and the shorter the distance between the infected and at-risk individuals were, the higher was the probability of domestic pig infection by a wild boar.

Wild boar-suitable habitat along the border (SH)

The area of the wild boar-suitable habitat (SH) along the EU border between non-EU countries of origin and EU target country was calculated as described by Bosch et al.

(2012a). Suitable habitat was defined as the surface area (km²) with vegetation that acts as a 'potential resource' to provide food and/or shelter to wild boars. It included a buffer area extending 10 km from the border into the EU target countries, which was based on the average movement of 10.38 ± 2.84 km for wild boars at least 17 months of age (Keuling et al., 2010). Geo-referenced information about vegetation coverage was obtained from CORINE 2000 (Coordination of Information on the Environment, Land Cover 2000, European Commission, EEA 2008; cell size = 0.01 km²). Our analysis considered the same land uses that Bosch et al. (2012a) identified after reviewing the literature: homogeneous agricultural areas, such as pastures, and heterogeneous agricultural areas, such as areas including annual crops together with permanent crops, agro-forestry areas and areas of mainly agricultural land containing extensive areas of natural vegetation in complex cultivation patterns (Grid codes 18–22); forests, including coniferous, broad-leaved and mixed (Grid codes 23–25); and semi-natural areas containing scrub and/or herbaceous vegetation, such as natural grasslands, moors and heathland, sclerophyllous vegetation and transitional woodland-shrub, beaches/dunes/sands, bare rocks, sparsely vegetated areas, burned areas, glaciers and areas with perennial vegetation (Grid codes 26–34).

Distance from an EU target country to the nearest ASF outbreak in wild boars (DWBO) or domestic pigs (DDPO)

The distance of each EU country to the nearest ASF wild boar or domestic pig outbreak was measured by Euclidean distance using point distance measurement in ArcGIS 9.3.1 (ESRI®). The Euclidean distance gives the 'ordinary' distance between two points based on the Pythagorean formula. We assumed that risk of infection was inversely proportional to the distance from the outbreak, that the ASF virus was transmitted directly during contact between infected animals and non-infected wild boars and that the average movement of wild boars was 10 km (Keuling et al., 2010).

The semi-quantitative modelling was carried out in Excel 2010 (Microsoft, Redmond, WA, USA). Each parameter for each country was assigned a score from 0 to 5 based on natural breaks in the original data adjusted by the Jenks method (Jenks, 1967) in ArcMap 9.3.1. (Tables 1, 2 and Table S1). Then the risk of wild boar infection was estimated for each country as a result of (a) contact with infected wild boars from a wild boar outbreak or as a result of (b) contact with infected domestic pigs from a domestic pig outbreak. This overall risk was defined as the product of the various risk estimators incorporated in the model, as risk depends on the simultaneous occurrence of these risk factors:

1 Risk per target country (j) of wild boar infection through contact with infected wild boars from a wild boar outbreak = $RWB_j = \sum_n = {}_iRWB_j = [(WBO \cdot WBD)]i^* [(SH_{i-j} \cdot DWBO)]$ and

2 Risk per target country (j) of wild boar infection through contact with infected domestic pig from a domestic pig outbreak = $RDP_j = \sum_n = {}_iRDP_j = [(DPO \cdot DPD)]i^* [(SH_{i-j} \cdot DDPO)]$,

where j is the target country and i is each country of origin with which target country j shares a border.

Finally, the relative risk of a given target country was calculated as the sum of the risk of both routes of wild boar

infection, as the occurrence of one does not affect the occurrence of the other:

3 Overall risk per target country (j) = $\sum_n = {}_iRWB_j + \sum_n = {}_iRDP_j$

Results were once again categorized into scores from 0 to 5 based on the natural breaks in the data adjusted by the Jenks method (Jenks, 1967) using ArcMap 9.3.1. Risk values of 0 were assigned to EU countries not included in the model.

To identify the most influential critical risk estimators, a jackknife sensitivity analysis (Unkel et al., 2012) was performed using @RISK 6 (Palisade Corporation, Newfield, NY, USA) in Excel 2010. The modelling was repeated, and one risk estimator at a time was discarded. The impact of deleting each risk estimator on countries' overall risk scores was assessed after 10 000 iterations.

Results

Modelling suggests that the highest risk of ASF introduction into a given target country via wild boars occurs in Finland (5.00), Romania (3.01), Latvia (2.98) and Poland (2.45). These results are displayed in a choropleth map in which risk values have been categorized from 0 to 5 (Fig. 1). Figure 2 shows not only the overall risk assessments (in white) but also the risk assessment for each source of wild boar infection, whether by (a) contact with infected wild boars (in black) or (b) contact with infected domestic pigs (in grey). Each target country has a different risk for each source of infection. Finland, Romania, Latvia and Poland are at highest risk of both infection sources.

Ukraine and Russia are the countries of origin at risk of the greatest density of outbreaks among wild boars (0.07 and 0.06 outbreaks/km², respectively); the corresponding values for outbreaks among domestic pigs are 0.34 (Turkey), 0.23 (Ukraine) and 0.21 (Russia). Belarus is the country of origin at risk of the greatest animal population

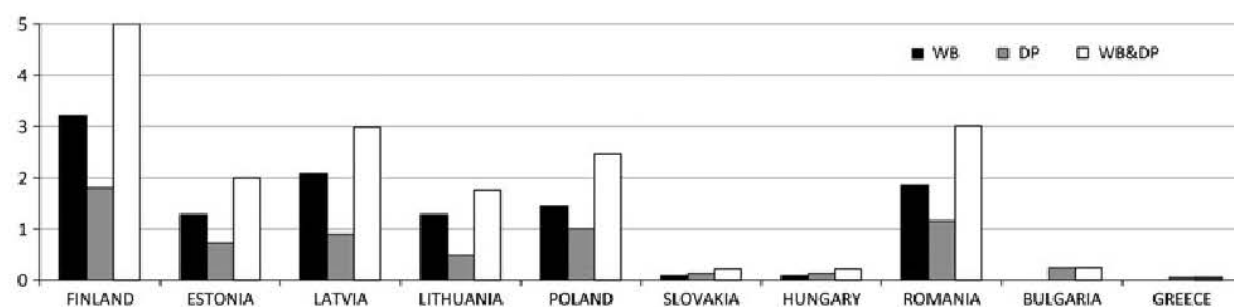
Table 1. Source data and relative rankings (in parentheses) for estimators of the risk of African swine fever (ASF) introduction by wild boar from various non-EU countries of origin

Country of origin	Risk estimator			
	Density of wild boar outbreak (WBO) (no. of outbreaks/km ²)	Density of wild boar population (WBD) (no. of wild boar/km ²)	Density of domestic pig outbreaks (DPO) (no. of outbreaks/km ²)	Density of domestic pig population (DPD) (no. of domestic pigs/km ²)
Russia	0.06 (4)	0.12 (4)	0.21 (3)	8.72 (3)
Belarus	0.01 (2)	0.26 (5)	0.04 (1)	17.98 (5)
Ukraine	0.07 (5)	0.08 (2)	0.23 (4)	10.99 (4)
Moldova	0.02 (3)	0.09 (3)	0.05 (2)	8.47 (2)
Turkey	ND	ND	0.34 (5)	0.002 (1)

ND, not done (see Materials and Methods).

Table 2. Source data and relative rankings (in parentheses) for estimators of the risk of African swine fever (ASF) introduction by wild boar into various EU target countries

Target country	Surface of wild boar-suitable habitat (SH) along border with indicated non-EU country (km ²)	Distance to the nearest wild boar outbreak (DWBO) (km)	Distance to the nearest domestic pig outbreak (DDPO) (km)
Finland	4757.09 (Russia) (5)	579.05 (5)	208.03 (5)
Estonia	814.88 (Russia) (2)	652.66 (5)	152.52 (5)
Latvia	827.38 (Russia) (2)	657.50 (5)	321.15 (4)
Lithuania	697.66 (Belarus) (2)		
Lithuania	1886.42 (Belarus) (4)	843.72 (4)	548.53 (3)
Poland	1204.85 (Belarus) (3)	1238.26 (3)	911.04 (2)
Poland	1182.46 (Ukraine) (3)		
Slovakia	352.90 (Ukraine) (1)	1591.71 (1)	1407.16 (1)
Hungary	136.37 (Ukraine) (1)	1641.67 (1)	1493.88 (1)
Romania	2109.02 (Ukraine) (4)	984.21 (4)	612.02 (2)
Romania	402.58 (Moldavia) (2)		
Bulgaria	1173.13 (Turkey) (3)	1131.77 (3)	1049.13 (2)
Greece	210.56 (Turkey) (1)	1417.17 (2)	1321.88 (1)

**Fig. 2.** Results of the risk of ASFV introduction into EU by wild boar – a) by contact with wild boar from a wild boar outbreak (WB) (in black); b) by contact with domestic pigs from a domestic pig outbreak (DP) (in grey); or c) sum of both probabilities (WB&DP) (in white).

density: 0.26 wild boars/km² and 17.98 domestic pigs/km² (Table 1).

Among EU target countries, Finland falls into the highest risk category of 5 for the three risk estimators (Table 2), a result of the fact that it shares the largest wild boar-suitable area with countries of origin (4758 km²), and it lies closest to the nearest wild boar outbreak (579 km) and domestic pig outbreak (208 km). Estonia and Latvia are also at high risk because of their distance from outbreaks among wild boars (653 and 658 km, respectively) and domestic pigs (153 and 321 km). Poland and Romania shared the largest suitable area (2387 and 2512 km², respectively), reflecting their shared border with numerous countries of origin. Slovakia, Hungary and Greece showed the lowest risk values for all three risk estimators.

Sensitivity analysis in which the calculations were repeated with each of the risk estimators deleted in turn

showed that wild boar-suitable habitat was the most influential, explaining 51.3% of the results. The density of domestic pig outbreaks explained 38.7%; density of domestic wild boar outbreaks showed 32.7%.

Discussion and Conclusions

The method proposed here to assess risk of ASF introduction into the EU by wild boars is part of a European Community project aimed at comprehensively analysing all pathways of ASF introduction to identify EU areas at high risk. Thus, the model here was developed in the same way as previous models to assess risk of introduction through legal import (Mur et al., 2012b), illegal import (Costard et al., 2012) and fomite transport (Mur et al., 2012c). Together with these previously published models, the present study helps provide a comprehensive understanding of

ASF introduction risk of EU member states, allowing them to carry out cross-country comparisons.

Our model suggests that risk of ASF introduction is similar whether the source of wild boar infection is contact with infected wild boars or contact with infected domestic pigs. Finland, Romania, Latvia and Poland are predicted to be at highest risk, while Estonia and Lithuania are at relatively low risk, and Slovakia, Hungary, Bulgaria and Greece are at lowest risk. Consistent with our results, a national risk assessment based on possible routes of ASF entry into Finland (Oravainen et al., 2011) reported the wild boar pathway to be a threat. The authors of that study hypothesized that wild boars could migrate to Finland from areas where ASF outbreaks have occurred, just as we do here, although those authors suggested that such migration would occur slowly. Although infected wild boars are unlikely to traverse such long distances on their own, habitat continuity favours the spread of ASF among the populations occupying land up to the border with Finland. Such gradual 'migration' to the border would be facilitated by difficulties in detecting infection in wild boars, which can lengthen the time needed to identify an epidemic to more than 100 days (Boklund et al., 2008). We do agree with the authors of the Finland report (Oravainen et al., 2011) that transmission from infected wild boars to domestic pigs at the border would be difficult because of high biosecurity on farms in Finland. Nevertheless, the risk of ASF introduction identified in our model and theirs is epidemiologically plausible, and Finland has already been identified as a 'super-spreader' of ASF during high-risk periods (Nigsch et al., 2013).

In addition to Finland, the target countries Latvia, Lithuania and Poland are also at higher relative risk of ASF introduction via wild boars. These countries border on Belarus, which is close to regions in the Tverskaya Oblast, where ASF appears to be at high risk of spreading from the secondary endemic zone to central Russia (Oganessian et al., 2013). Indeed, Belarus represents the highest threat scenario. It not only contains the highest density of susceptible animals among the countries of origin examined, but it also shares extensive wild boar-suitable habitat with Latvia, Lithuania and Poland that covers, respectively, 89%, 74% and 65% of the total surface of those countries. Indeed, the risk estimator of SH was identified as the single most important factor in our risk assessment model. Its impact could be biologically and reasonably explained by the fact that only when wild boar habitat is shared between the infected country and the country at risk, wild boar populations are connected through the continuity of the habitat and then the 'hazardous' infected country poses a real risk. This would be consistent with a recent European Food Safety Authority report on animal health and welfare (EFSA, 2010), which suggested that the disease could

spread only in areas with a dense, uniform wild boar population.

Despite the insights obtained from our model, its predictions of disease spread should be interpreted with caution because it is based on limited data and a relatively poor understanding of ASF transmission in wild boars. Therefore, users of the model should be aware of its assumptions and parameterization. One of the most important assumptions is a bandwidth of 15° for the kernel analysis. This analysis served to identify broad trends in the risk of ASF outbreaks among wild boars and domestic pigs as a function of distance from an infected area. Our model assumes that oversmoothing is not a consequence of long-range movement of individual wild boars, but of successive contacts between animals in different populations moving short distances. Our choice of bandwidth differs from the 100-km radius chosen by Gulenkin et al. (2011) and Oganessian et al. (2013) when they analysed the density surface of ASF cases in the Caucasus region and the Russian Federation. Their smaller radius was useful for defining risk zones within the affected area and estimating the probability of new cases arising from current outbreaks in the Russian Federation. Such a small radius was not appropriate for our study because we wished to discern broad trends and to look in countries along the EU/non-EU border. Even though the work of Gulenkin et al. (2011) and Oganessian et al. (2013) differed in scale and scope from ours, their findings are consistent with ours. The ASF epidemic in the Russian Federation appears to be moving towards central Russia, and diffusion to Ukraine from the secondary endemic zone appears likely (Oganessian et al., 2013). This supports our risk assessment that Ukraine is likely to show the highest density of wild boar outbreaks (0.07 wild boar outbreaks/km²).

Our model does not take farm biosecurity directly into account for the lack of detailed information available. Some data are available to distinguish between high and low biosecurity of swine-keeping systems in the Russian Federation (FAO, 2012; Khomenko et al., 2013; Oganessian et al., 2013), but they do not provide farm-level information. As a result, we used outbreak density as a risk parameter in the model. Kernel density estimation converts outbreak intensities to densities, producing a smooth density surface of outbreaks over the study area. In this way, areas with a high outbreak density, presumably corresponding to low-biosecurity areas, are weighted heavily in the kernel estimation, whereas single outbreaks, such as those occurring on high-biosecurity farms, are weighted weakly.

The lack of available data on ASF spread via wild boars made it difficult to assess the relative importance of each risk estimator in the model, which might have allowed us to weight the estimators differently in the analysis or even differently for the different countries. In such cases of

insufficient data about the factors included in the model, the best approach may be to assume that they all carry the same relative importance (Malczewski, 2000). Nevertheless, we did perform sensitivity analysis in which the modelling was repeated after deleting each of the risk estimators in turn. The results suggest that the area of wild boar-suitable habitat near the EU/non-EU border is a more influential risk factor than are the densities of ASF outbreaks among wild boars or domestic pigs. Further research should examine the relative importance of these risk factors in greater detail.

More complete, accurate and up-to-date data would improve this risk assessment significantly. This is particularly true of data on wild boar populations in the study area. For example, the risk estimator of wild boar-suitable habitat at the European border could be estimated only for EU target countries, as data on vegetation coverage were not available for the non-EU countries of origin. It may be possible to improve estimates of wild boar-suitable habitat by using maximum entropy models based on ecological parameters (Bosch et al., 2012b), which can capture biological variability and uncertainty (Elith et al., 2006). Incorporating recent FAO data on wild boars obtained with hunting bugs (Khomenko et al., 2013) may also improve models of suitable habitat.

In conclusion, this study describes a simple, semi-quantitative approach to assessing the risk of ASF introduction into the EU by wild boar movements. The model developed here can serve as the basis for detailed national assessments whenever accurate and complete data are available. The insights from this model complement those of risk models for other modes of ASF introduction, providing a comprehensive picture of the risk of disease entry into the EU. Communicating this risk appropriately to wild boar hunters and pig farmers in high-risk countries, particularly backyard pig farmers, is crucial to rapidly detect and control ASF. The method proposed here may also prove useful for estimating the risk of entrance of other infectious disease transmitted by wild boars in other territories as well as for optimizing the surveillance of wildlife diseases involving wild boars.

Acknowledgements

This work was financially supported by EU research projects FP7-KBBE-2007-1-211691 and FP7-KBBE-2012-1-3.02-311931 and by research project S2009/AGR-1489 of the I+D program of the Community of Madrid (Spain). Beatriz Martínez-López currently holds a Juan de la Cierva contract (JCI-2011-10724). Lina Mur holds a scholarship of the FPU Program (Ministry of Education and Science, Spain).

References

- Boisaubert, B., and F. Klein, 1984: Contribution a l'étude de l'occupation de l'espace chez le sanglier (*Sus scrofa*) par capture et recapture. In: INRA Publ (ed), Les colloques de l'INRA, pp. 22. Toulouse, France.
- Boklund, A., S. G. Goldbach, Å. Uttenthal, and L. Alban, 2008: Simulating the spread of classical swine fever virus between a hypothetical wild-boar population and domestic pig herds in Denmark. *Prev. Vet. Med.* 85, 187–206.
- Bosch, J., S. Peris, C. Fonseca, M. Martínez, A. de la Torre, I. Iglesias, and M. J. Muñoz, 2012a: Distribution, abundance and density of the wild boar on the Iberian Peninsula, based on the CORINE program and hunting statistics. *Folia Zool.* 61, 138–151.
- Bosch, J., F. Mardones, I. Iglesias, A. Pérez, and M. J. Muñoz, 2012b: Maximum Entropy (Maxent) models for the prediction of wild boar distribution in Spain. In: Institute for Terrestrial and Aquatic Wildlife and University of Veterinary Medicine Hanover Foundation Research (eds), 9th International Symposium on wild boar and other suids. pp. 32. Hannover, Germany.
- Costard, S., B. A. Jones, B. Martínez-López, L. Mur, A. de la Torre, M. Martínez, F. Sánchez-Vizcaíno, J. M. Sánchez-Vizcaíno, D. U. Pfeiffer, and B. Wieland, 2012: Risk of African swine fever introduction into the European Union through illegal importation of pork and products. 13th International Symposium on Veterinary Epidemiology and Economics, International Society for Veterinary Epidemiology and Economics, Maastricht, The Netherlands, August 20th, 2012.
- Costard, S., L. Mur, J. Lubroth, J. M. Sánchez-Vizcaíno, and D. U. Pfeiffer, 2013: Epidemiology of African swine fever virus. *Virus Res.* 173, 191–197.
- EFSA, 2010: Scientific opinion on African swine fever. *EFSA J.* 8, 1556.
- Elith, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L. G. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. M. M. Overton, A. T. Peterson, S. J. Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberón, S. Williams, M. S. Wisz, and N.E. Zimmermann, 2006: Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29, 129–151.
- Eroglu, M., 1995: Wild boar, Turkey's most sought-after big game. *IBEX J.M.E.* 3, 227.
- FAO, 2012. African Swine Fever (ASF) Recent developments and timely updates – Worrisome dynamics: Steady spread towards unaffected areas could have disastrous impact. In Focus on No. 6. [electronic bulletin]. FAO, Rome.
- FAO EMPRES WATCH, 2010. FAO takes a close look at the pig Sector in Eastern Europe to better understand the threats of African Swine fever. Available at <http://www.fao.org/docrep/012/ak755e/ak755e00.pdf> (accessed November 20, 2012).

- Genov, P., 1981: Die Verbreitung des Schwarzwildes (*Sus scrofa* L.) in Eurasion und seine Anpassung an die Nahrungs-verhältnisse. *Zeitschrift Jagdie* 27, 227–229.
- Gogin, A., V. Gerasimov, A. Malogolovkin, and D. Kolbasov, 2013: African swine fever in the North Caucasus region and the Russian Federation in years 2007–2012. *Virus Res.* 173, 198–203.
- Gulenkin, V. M., F. I. Korennoy, and A. K. Karaulov, 2011: Cartographical analysis of African swine fever outbreaks in the territory of the Russian Federation and computer modeling of the basic reproduction ratio. *Prev. Vet. Med.* 102, 167–174.
- Jenks, G. F., 1967: The data model concept in statistical mapping. *Int. Yearb. Cartogr.* 7, 186–190.
- Keuling, O., K. Lauterbach, N. Stier, and M. Roth, 2010: Hunter feedback of individually marked wild boar *Sus scrofa* L.: dispersal and efficiency of hunting in northeastern Germany. *Eur. J. Wildl. Res.* 56, 159–167.
- Khomenko, S., Beltrán-Alcrudo, D., A. Rozstanlnyy, A. Gogin, D. Kolbasov, J. Pinto, J. Lubroth, and V. Martin, 2013: African swine fever in the Russian Federation: risk factors for Europe and beyond. *Emerg. Prev. Syst. Transbound. Anim. Plant Pests Dis. Watch* 28, 1–14.
- Louza, A. C., F. S. Boinas, J. M. Caiado, J. D. Vogario, and W. R. Hess, 1989: Role des vecteurs et des réservoirs animaux dans la persistance de la Peste porcine africaine au Portugal. *Epidémiol. Santé. Anim.* 15, 89–102.
- Malczewski, J., 2000: On the use of weighted linear combination method in GIS: common and best practice approaches. *Transactions in GIS* 4, 5–22.
- Mannelli, A., S. Sotgia, C. Patta, A. Oggiano, A. Carboni, P. Cossu, and A. Laddomada, 1998: Temporal and spatial patterns of African swine fever in Sardinia. *Prev. Vet. Med.* 35, 297–306.
- Melis, C., A. Paulina, A. Szafranska, J. Bogumila, and B. Kamil, 2006: Biogeographical variation in the population density of wild boar (*Sus scrofa*) in western Eurasia. *J. Biogeography* 33, 803–811.
- Mur, L., M. Boadella, B. Martínez-López, C. Gallardo, C. Gortázar, and J. M. Sánchez-Vizcaíno, 2012a: Monitoring of African swine fever in the wild boar population of the most recent endemic area of Spain. *Transbound. Emerg. Dis.* 59, 526–531.
- Mur, L., B. Martínez-López, M. Martínez-Avilés, S. Costard, B. Wieland, D. U. Pfeiffer, and J. M. Sánchez-Vizcaíno, 2012b: Quantitative risk assessment for the introduction of African swine fever virus into the European Union by Legal Import of Live Pigs. *Transbound. Emerg. Dis.* 59, 134–144.
- Mur, L., B. Martínez-López, and J. M. Sánchez-Vizcaíno, 2012c: Risk of African swine fever introduction into the European Union through transport-associated routes: returning trucks and waste from international ships and planes. *BMC Vet. Res.* 8, 149.
- Nigsch, A., S. Costard, B. A. Jones, D. U. Pfeiffer, and B. Wieland, 2013: Stochastic spatio-temporal modelling of African swine fever spread in the European Union during the high risk period. *Prev. Vet. Med.* 108, 262–275.
- Oganesyan, A. S., O. N. Petrova, F. I. Korennoy, N. S. Bardina, and A. E. Gogin, 2013: African swine fever in the Russian Federation: Spatio-temporal analysis and epidemiological overview. *Virus Res.* 173, 204–211.
- Oravainen, J., L. Sahlström, and T. Lyytikäinen, 2011: Possible routes of entry into the country for African swine fever-risk profile. *Evire Research Reports* 5/2011. Finnish Food Safety Authority Evira.
- Pfeiffer, D. U., T. Robinson, M. Stevenson, K. B. Stevens, D. J. Rogers, and A. C. A. Clements, 2008: Spatial Analysis in Epidemiology, 1st edn. Oxford University Press Inc., Oxford, UK.
- Roberts, H., M. López, and M. Hartley, 2011: International disease monitoring, October to December. *Vet. Rec.* 168, 152–155.
- Sánchez-Vizcaíno, J. M., and M. Arias, 2012: African swine fever. In: Zimmerman, J., L. A. Karriker, A. Ramírez, K. J. Schwartz, and G. W. Stevenson (eds), *Diseases of Swine*, pp. 396–404. John Wiley & Sons, Iowa, United States of America.
- Sánchez-Vizcaíno, J. M., L. Mur, and B. Martinez-Lopez, 2012: African swine fever: an epidemiological update. *Transbound. Emerg. Dis.* 59, 17–35.
- Sánchez-Vizcaíno, J. M., L. Mur, and B. Martinez-Lopez, 2013: African swine fever: five years around Europe. *Vet. Microbiol.* 26, 45–50.
- Spitz, F., G. Janeau, and G. Vallet, 1984: Elements de démographie du sanglier (*Sus scrofa*) dans la région de Grésigne. *Acta. Oecol.* 5, 43–59.
- Unkel, S., C. P. Farrington, P. H. Garthwaite, C. Robertson, and N. Andrews, 2012: Statistical methods for the prospective detection of infectious disease outbreaks: a review. *J. R. Stat. Soc. Ser. A Stat. Soc.* 175, 49–82.

Supporting Information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

Table S1. Break values employed for each risk parameter and overall results.

Publicación IV

ORIGINAL ARTICLE

Update on the Risk of Introduction of African Swine Fever by Wild Boar into Disease-Free European Union Countries

J. Bosch^{1,*}, A. Rodríguez^{1,*}, I. Iglesias¹, M. J. Muñoz¹, C. Jurado², J. M. Sánchez-Vizcaíno² and A. de la Torre¹

¹ Animal Health Research Center, National Institute for Agricultural and Food Research and Technology (INIA-CISA), Madrid, Spain

² Center VISA-VET and Animal Health Department, Universidad Complutense de Madrid, Madrid, Spain

Keywords:

wild boar; risk assessment; European Union; African swine fever

Correspondence:

A. de la Torre, Animal Health Research Center, National Institute for Agricultural and Food Research and Technology (INIA-CISA), Carretera de Algete a El Casar, 28130, Valdeolmos, Madrid, Spain. Tel: +34 91 6202300; Fax: +34 91 6202247; E-mail: torre@inia.es

*Equal contribution.

Received for publication January 11, 2016

doi:10.1111/tbed.12527

Summary

Despite efforts to prevent the appearance and spread of African swine fever (ASF) in the European Union, several Member States are now affected (Lithuania, Poland, Latvia and Estonia). Disease appearance in 2014 was associated with multiple entrances linked to wild boar movement from endemic areas (EFSA Journal, 8, 2015, 1556), but the risk of new introductions remains high (Gallardo et al., *Porcine Health Management*, 1, 2015b and 21) as ASF continues to be active in endemic countries (Russian Federation, Belarus and Ukraine). Since 2014, the number of ASF notifications has increased substantially, particularly in wild boar (WB), in parallel with slow but constant geographical advance of the disease. This situation suggests a real risk of further disease spread into other Member States, posing a great threat to pig production in the EU. Following the principles of the risk-based veterinary surveillance, this article applies a methodology developed by De la Torre et al. (*Transboundary and Emerging Diseases*, 62, 2015 and 272) to assess the relative risk of new introductions of ASF by natural movements of WB according to the current epidemiological situation. This update incorporates the most recent available data and an improved version of the most important risk estimator: an optimized cartographic tool of WB distribution to analyse wild boar suitable habitat. The highest relative risk values were estimated for Slovakia (5) and Romania (5), followed by Finland (4), Czech Republic (3) and Germany (3). Relative risk for Romania and Finland is associated mainly with disease entrance from endemic areas such as the Russian Federation and Ukraine, where the disease is currently spreading; relative risk for Germany and Czech Republic is associated mainly with the potential progress of the disease through the EU, and relative risk for Slovakia is associated with both pathways. WB habitat is the most important risk estimator, whereas WB density is the least significant, suggesting that WB presence is more relevant than density. These results can provide actionable advice for dealing with risk. They can be directly used to inform risk-based national strategies and identify countries that may need to pay greater attention to surveillance or conduct additional evaluations at the subnational level.

Introduction

African swine fever (ASF), one of the most important diseases to affect pigs, is currently spreading widely through Eastern Europe. This is the second large-scale epidemic of

the disease outside Africa, following the first epidemic in 1960–1995 that resulted in disease spread to Europe (Spain, France, Italy, Malta, Belgium and the Netherlands) and Central and South America (Cuba, Dominican Republic, Haiti and Brazil). Since 1995, ASFV has become endemic in

sub-Saharan Africa, Madagascar and, since 1978, Sardinia; in other regions, only sporadic outbreaks have occurred (Efsa AHAW Panel, 2010; Sánchez-Vizcaíno et al., 2013). The exception is Eastern Europe, where the disease reappeared in 2007 following the emergence of ASF in Georgia. From there, it spread rapidly to Armenia, Azerbaijan and the Russian Federation, where it now exists as a large-scale epidemic in domestic pig and wild boar (WB) populations (Gogin et al., 2013). The disease continued to spread, reaching Ukraine in July 2012 and Belarus in 2013. Finally, in 2014, ASF appeared in the continental EU. Four EU countries – Lithuania, Poland, Latvia and Estonia – are now affected.

This situation is of great concern as ASF epidemiology in EU countries is quite different from that in past epidemics. In past epidemics, transboundary spread of African swine fever virus (ASFV) has been attributed to single viral introductions, mainly driven by movements of domestic animals (both legal and illegal) and infected products, but not due to contact with WB (FAO, 2013; Vergne et al., 2015). This is the case for most non-EU Eastern European countries, the exception being the Russian Federation, where ASF introduction in the south of the country was linked to WB movements (Gogin et al., 2013). Subsequent disease spread seems to have been influenced by additional factors unrelated to WB such as contaminated swill, garbage and vehicles, and/or free-range farming (Oganesyan et al., 2013). These factors contributed to ASFV transmission within and between domestic backyard farms and WB populations. Therefore, ASF is well established in free-range domestic pigs (60% of total ASF notifications) and wild boar (40%) (Gogin et al., 2013), probably creating a positive feedback effect on virus circulation. This makes control and eradication of the disease extremely difficult.

As a consequence, affected EU countries are under great pressure due to multiple entries of ASFV from these infected areas beyond the eastern borders of the EU (EFSA, 2015; Gallardo et al., 2016). There, WB are the most severely affected hosts (94.28% of EU ASF notifications), followed by domestic pigs, mostly in backyard farms. Contact between WB populations (Pejsak et al., 2014; EFSA, 2015) is thought to be the most likely route of virus entry into WB populations, while practices such as using freshly harvested grass from infected areas as feed (EFSA, 2015) are thought to be the most likely entry route into low-biosecurity farms. Consequently, unlike the situation in other endemic areas, WB do appear to play a relevant role in the spread of ASF in the EU, which saw a significant peak in the number of notifications in summer 2015, in parallel with a slow but constant geographical advance. As an example, in Estonia, 195 new ASF cases have been reported for wild boar since early October 2014. In contrast, ASF outbreaks in backyard farms in the EU occur sporadically

and, as a result of effective control measures, the numbers of such notifications have fallen substantially since the beginning of the epidemic, from 23% of total ASF notifications in 2014 to 9% in 2015. Based on official notifications, most cases were eradicated relatively quickly and no secondary outbreaks occurred as no effective ASF transmission occurred between backyard farms. However, feeding of animals with contaminated products such as illegal swill (Olševskis, 2015) and freshly cut grass (EFSA, 2015) may cause new outbreaks and potential disease spread to free regions and countries that may lead to huge economic losses, largely due to the resulting trade restrictions. The risk of such outbreaks may be highest in areas with high densities of domestic pigs on low-biosecurity farms. This is the case of Poland, which has the highest density of low-biosecurity farms of all four affected EU countries, with densities exceeding 25–50 pig heads/km² on low-biosecurity farms in some provinces (FAO, 2013).

Although scientific evidence indicates that the p72 genotype II is the only genotype circulating in Eastern Europe, two variants have been described in circulating viruses since 2012 (Gallardo et al., 2014). Despite the virulent nature of these ASFV strains, some animals can survive for over a month post-infection and are able to recover, although they remain subclinically infected (Gallardo et al., 2015a,b). These animals can become virus carriers and thus contribute to virus transmission and the spread and maintenance of the disease.

The above-mentioned risk factors and the lack of any effective vaccine or specific treatment for ASF makes it imperative to provide actionable advice for dealing with short- and long-term risks in free countries that may be affected by the rapidly evolving situation.

Updated risk assessment based on previously developed approaches to assess the relative risk of ASFV entry into disease-free EU countries by legal and illegal movement of animal and pig products (Mur et al., 2012a; Costard et al., 2013), fomites (Mur et al., 2012b) and wild boar (De la Torre et al., 2015) may be a valuable tool to focus risk-based surveillance strategies. These approaches were applied to analyse the epidemiological situation at the initial stages of the epidemic, offering a comprehensive understanding of the countries at relative risk (Sánchez-Vizcaíno et al., 2014). Specifically, the WB pathway revealed that Finland and Poland, followed by Latvia and Lithuania, posed the highest relative risk. As a result, the introduction of ASF in three of these countries was associated with WB movement from Belarus (EFSA, 2015).

This article updates the work of De la Torre et al. (2015) on relative risk of new ASF introduction arising from natural movements of WB. Since the 2013 publication, the model has been improved substantially, offering an optimized cartographic tool of suitable WB habitat in order to

explain and predict the WB distribution beyond the eastern borders of the EU. The results describe here provide an updated relative risk profile across the EU, enabling comparisons between countries and identifying countries that should pay greater attention to surveillance.

Materials and Methods

The same semiquantitative methodology as in De la Torre et al. (2015) was used to assess the relative risk of ASFV introduction through the natural movement of WB into ASF-free EU countries. This methodology uses a modular framework developed by Mur et al. (2014) to facilitate visualization and understanding of the relative risk of ASFV introduction into the EU by five pathways: legal imports of pigs, legal imports of products, illegal imports of products, fomites associated with transport and WB movements. This update of the work by De la Torre et al. (2015) takes into account the latest epidemiological data on natural movements of WB. In addition, the risk estimator of suitable WB habitat along the border has been significantly improved.

Data and sources

Model input data on seven risk estimators were gathered from the following sources: 'WB population density' (A) and 'domestic pig backyard density' (B) were obtained from FAO EMPRES WATCH, 2013 (number of heads/km²); 'density of ASF notifications in WB' (C) or 'domestic pigs' (D) were estimated from OIE (2013) data (2007–2015) by Spatial Analyst kernel Density of ArcMap 10.1. (GIS software, ESRI®, Redlands, CA, USA) (mean value per country); and 'distance between the ASF-free EU countries and the nearest ASF notification in WB' (E) or 'domestic pig' (F) were estimated from OIE (2013) data (2007–2015) by Euclidean distance (ArcMap 10.1, GIS

software) (minimum distance in km). Lastly, 'WB-suitable habitat along the border' (G) was estimated from an improved cartographic tool of WB-suitable habitat (including six suitable habitat categories) based on the approach developed by De la Torre et al. (2015). This risk estimator was calculated as the weighted value of the surface area covered by the three highest categories (2, 1 and 0.75) of the WB-suitable habitat map as a proportion of the total surface area of a 10-km-wide buffer area running along the country's borders (km²).

The optimized cartographic tool of WB-suitable habitat was developed to reflect the influence of agriculture on WB habitat to gain a more realistic potential distribution map for this species. WB is well adapted to European agroforest landscapes that offer a great variety of heterogeneous resources (Genov, 1981; Gerard et al., 1991; Herrero et al., 2006; Oliver and Leus, 2008; Thurfjell et al., 2009; Ballari and Barrios-García, 2014), although the animal is often present in agricultural areas – mainly monocultures – bordering on natural areas, where they often damage crops (Schley and Roper, 2003; Amici et al., 2012).

Specifically, the suitable habitat map for WB described in De la Torre et al. (2015) was improved by considering six categories (2, 1, 0.75, 0.5, 0.1, 0) instead of three (2, 1, 0) (Table 1). A value of 2 was assigned to land cover associated with resources suitable for both food and shelter for WB, while a value of 1 was assigned to land cover suitable for only one of these two resources. Values of 0.75 and 0.5 were given to agriculture/arable land and permanent croplands surrounding natural areas (categories 2 and 1) that offer a variety of foraging sites along the year for this generalist species. Presence of WB in these areas depends mainly on crop type and temporality, but higher presences have been described in areas located less than 2 km from natural areas (Schley et al., 2008; Thurfjell et al., 2009; Saito et al., 2011; Bosch et al., 2014; Ficitola et al., 2014; Morelle and Lejeune, 2015). Therefore, the value of 0.75 corresponds to

Table 1. Category values employed in the wild boar habitat map: description, Corine Land Cover Codes and land covers included in each category

Category (values) description	Corine Land Cover Code	Land cover
2: Resources: suitable food and shelter	243, 244, 311, 312, 313, 323, 324	Pastures, heterogeneous agricultural areas, forests and scrub, and/or herbaceous vegetation associations.
1: Resources: suitable food or shelter	231, 241, 242, 321, 322	Arable land and permanent crops ^a
0.75: Agricultural resources less than 2 km from natural resources (categories 1 and 2).	211, 212, 213, 221, 222, 223	
0.5: Agricultural resources more than 2 km from natural resources (categories 1 and 2).	211, 212, 213, 221, 222, 223	
0.1: Unsuitable for food or shelter.	331, 332, 333, 334, 335	Open spaces with little or no vegetation
0: Unfavourable terrain (land uses incompatible with the species)	111, 112, 121, 122, 123, 124, 131, 132, 133, 141, 142	Urban fabric, industrial, commercial and transport units, mines, dumps and construction sites, and artificial, non-agricultural vegetated areas.

^aIncluding maize crops.

agriculture/arable land and permanent croplands less than 2 km from natural areas, whereas a value of 0.5 was given to areas more than 2 km away. A value of 0.1 was assigned to open spaces with little or no vegetation that provide neither food nor shelter but a possible transit area infrequently used by this species. A value of 0 was assigned to areas unfavourable for WB: built-up areas and non-agricultural vegetated areas that are highly anthropized and relatively far from land suitable for WB (Bosch et al., 2014). The validity of these categories was assessed by comparing the suitable habitat map with ASF notifications in WB during 2007–2015 (OIE, 2013).

Model description

The study area encompasses both origin and target countries. Origin countries (Belarus, Estonia, Latvia, Lithuania, Poland, the Russian Federation and Ukraine) are those where WB are at risk of becoming infected, either through other infected WB or through backyard domestic pigs. This group also includes two countries bordering the EU where infection is currently absent (Moldova and Turkey). Target countries (Finland, Germany, Czech Republic, Slovakia, Hungary, Romania, Bulgaria and Greece) are ASF-free EU regions that are close to origin countries and that WB can enter through natural movements.

The approach considers two pathways. In the WB–WB pathway, a WB population in the origin country is infected through contact with other WB during an ASF case in WB. The infection is transmitted within the WB population, reaching the border with the target country, resulting in ASF introduction in that country through contact between WB meta-populations. In the DP–WB pathway, the WB population in the origin country is infected through

contact with domestic pigs (DP) infected during an ASF outbreak in DP. As in the WB–WB pathway, infection is transmitted between WB meta-populations, resulting in ASF introduction in that country. Briefly, relative risk value for each target country was estimated as the product of seven risk estimators in the semi-quantitative model:

Relative overall risk per target country = $\sum_{n=i} \text{Risk by WB–WB pathway} + \sum_{n=i} \text{Risk by WB–DP pathway}$.

Relative risk by WB–WB pathway = $(A_i * C_i) * (G_{i,j} * E_i)$

Relative risk by WB–DP pathway = $(B_i * D_i) * (G_{i,j} * F_i)$

where j is the target country and i is each country of origin with which target country j shares a border.

Relative overall risk per target country as well as the raw data of each risk estimator, before their introduction in the model, was converted to an adjusted risk rank on a scale of 0–5 using Jenk's method (Tables 2 and 3), similar to the approach of Mur et al. (2014). Jenk's method of data clustering is effective at grouping data with large variances to reduce variance within groups and maximize it between groups (Jenks, 1967).

Finally, a jackknife sensitivity analysis (Unkel et al., 2012) was performed in Excel to measure the relative importance of each risk estimator. This analysis involves systematically leaving out each risk estimator from the model, calculating the relative risk value and then finding the average of these calculations. The semi-quantitative modelling was performed in Excel 2010 (Microsoft, Redmont, WA, USA), and maps were drawn using ArcMap 10.2.

The model presented here substantially improves and extends the earlier version (De la Torre et al., 2015) by taking into account the most recent ASF epidemiological data and by recategorizing WB habitats with greater precision. The more precise classification here is validated by

Table 2. Raw and relative values (in parentheses) for risk estimators of the risk of introduction of African swine fever (ASF) from origin countries via natural movements of wild boar

Origin country	Risk estimator			
	Density of wild boar notifications (WBO) (no. of notifications/km ²)	Density of wild boar population (WBD) (no. of wild boar/km ²)	Density of domestic pig notifications (DPO) (no. of notifications/km ²)	Density of domestic pig population (DPD) (no. of domestic pigs/km ²)
Belarus	5.43 (4)	0.27 (3)	0.79 (4)	5.00 (3)
Estonia	6.03 (5)	0.51 (4)	0.57 (3)	0.80 (2)
Latvia	6.02 (5)	1.04 (5)	0.58 (3)	6.90 (4)
Lithuania	5.72 (4)	0.84 (5)	0.52 (2)	4.60 (3)
Moldova	2.05 (2)	0.09 (1)	0.49 (2)	8.40 (4)
Poland	2.82 (3)	0.73 (4)	0.22 (1)	18.85 (5)
Russia	2.09 (2)	0.09 (1)	1.11 (5)	1.20 (2)
Turkey	ND	ND	0.48 (2)	0.00 (1)
Ukraine	2.47 (3)	0.12 (2)	0.95 (5)	8.80 (4)

ND: no data (see Materials and Methods).

Table 3. Raw and relative values (in parentheses) for risk estimators of the risk of introduction of African swine fever (ASF) into various target countries in EU by natural movements of wild boar

Target country	Surface of wild boar – suitable habitat (SH) along border with indicated origin country (km ²)	Distance to the nearest wild boar notification (DWBO) (km)	Distance to the nearest domestic pig notification (DDPO) (km)
Bulgaria	1589.73 (Turkey) (2)	716.37 (2)	457.85 (3)
Czech Republic	4194.61 (Poland) (4)	480.23 (3)	506.36 (3)
Finland	4855.70 (Russia) (5)	114.14 (5)	128.03 (5)
Germany	3006.61 (Poland) (3)	598.92 (2)	607.32 (2)
Greece	954.85 (Turkey) (2)	955.17 (1)	741.05 (1)
Hungary	649.19 (Ukraine) (1)	492.04 (3)	501.10 (3)
Romania	2795.08 (Moldova) (2)	319.21 (4)	192.76 (5)
Slovakia	2,830.79 (Ukraine) (3)	397.56 (4)	426.40 (4)
	3203.93 (Poland) (4)		
	694.53 (Ukraine) (1)		

Table 4. Raw and relative values (in parentheses) for the risk of introduction by wild boar of African swine fever (ASF) into target countries in the EU

Target country	WB–WB pathway (ASF entry by wild boar infected after contact with an infected wild boar)	DP–WB pathway (ASF entry by wild boar infected after contact with an infected domestic pig)	Overall relative risk (WB–WB + DP–WB pathways)
Bulgaria	0	12	12 (1)
Czech Republic	144	60	204 (3)
Finland	50	250	300 (4)
Germany	72	30	102 (3)
Greece	0	2	2 (1)
Hungary	18	60	78 (2)
Romania	88	380	468 (5)
Slovakia	216	160	376 (5)

comparing the distribution of WB-suitable habitats with ASF notifications in WB. In addition, the model described here takes into account edge areas as possible WB habitat. Edge areas are agricultural boundary zones between natural and agroforestry areas where WB can find an abundant selection of food and cover (Genov, 1981; Keuling et al., 2010; Thurfjell et al. 2009).

Results and discussion

The results of the analysis revealed that the EU countries currently at highest relative risk from ASF introduction by natural movements of WB are Romania (5), Slovakia (5), Finland (4), Czech Republic (3) and Germany (3) (Fig. 1).

The two pathways analysed give rise to three situations. Three countries (Slovakia, Czech Republic and Germany) show high scores for relative risk of ASF entry due to the WB–WB pathway. Another three countries (Finland, Romania and Hungary) show high scores for the DP–WB pathway. Slovakia may also fall into this second group, as it is located among the countries with highest values for this pathway. The remaining two countries (Greece and

Bulgaria) show very low risk. Remarkably, these three groups of target countries coincide with three epidemiological scenarios in origin countries. Thus, the countries with the highest risk by the WB–WB pathway are close to Poland and the Baltic countries, where WB are playing a significant role in ASF introduction in disease-free areas and in spreading disease on the local scale, mainly to WB but also to backyard farms (EFSA, 2015). Although ASFV has been spreading slowly through these areas (approximately 50 km/year) by potential direct contact, long-distance jumps of up to 100 km also occur, because of human activities such as the transfer of contaminated pig waste (EFSA, 2015), allowing the rapidly disease spreading to other regions. The exception is Poland, where the disease appears to be confined to a small agroforestry mosaic area (70 × 30 km) close to the Poland–Belarus border. However, the surrounding western and southern provinces of Lubelskie and Wielkopolskie contain natural paths and habitat suitable for WB (forest areas) as well as a high density of low-biosecurity farms (up to >25–50 pig heads/km²) (FAO, 2013). This provides an ideal base for disease spread towards other western provinces, either within WB

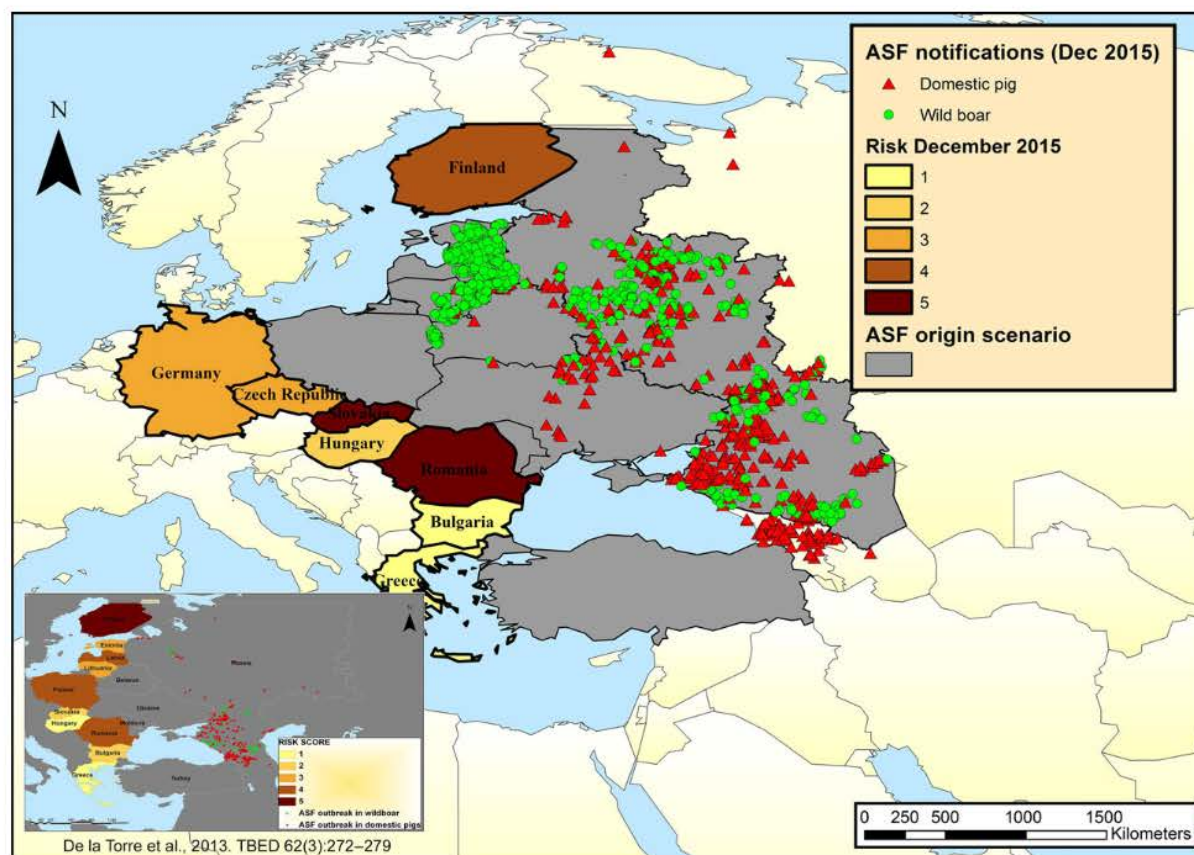


Fig. 1. Updated map of the risk of ASF introduction by wild boar into disease-free countries in the European Union.

populations or from WB to backyard farms. Nevertheless, the decrease in the percentage of ASF outbreaks in backyard farms suggests that ASFV transmission from DP on low-biosecurity farms to WB is unlikely.

The countries with the highest risk by the DP-WB pathway are affected by proximity to ASF-endemic areas (Russian Federation, Belarus and Ukraine), where the main driver of disease spread is the traditional practice of keeping free-range DP on backyard farms. In these areas, ASF transmission occurs within and between free-range DP and WB populations (Iglesias et al., 2015; Vergne et al., 2015). This transmission route is mainly mediated by indirect factors such as the illegal movement of pork products, the use of untreated swill as feed and free-range practices. These factors favour the local dispersion of ASF by up to 130 km (Iglesias et al., 2015), as well as long-distance jumps that can reach up to 500 km in the case of two endemic areas within the Russian Federation. The current political and social circumstances in Belarus and Ukraine discourage an effective surveillance of the disease which is still active in both countries. In fact, since the beginning of 2015, more

than 30 new ASF notifications have been reported in Ukraine. This could be highly significant, as it may support the idea that ASFV is moving westwards into areas with high densities of WB and DP on low-biosecurity farms, posing a greater risk to neighbouring countries. This is the case of Romania, not only because it has the highest risk of ASF entry (5), but also because it has a large DP population on low-biosecurity farms (5–25 heads/km²) (FAO, 2013), favouring the spread of ASF from WB to backyard DP. Attention should also be paid to Hungary: despite the low risk of ASF entry (2), this country has highly favourable conditions for a potential disease spread as it contains a similar DP population on low-biosecurity farms as Romania, as well as the highest WB density among target countries (>1 head/km²) (FAO, 2013).

Interpretation of the risk situation in Finland is less straightforward. Although the risk of entry remains high, the disease has never been notified in this country. Some of the reasons may include good biosecurity on pig farms, the relatively isolated and heavily forested nature of the country (coniferous and mixed forest, with zones of transitional

woodland shrub) (Gráda, 2001; EEA, 2006), and the extremely short days in winter. All these factors hinder sampling and detection of WB populations.

Finally, the countries with extremely low risk levels are those that border on Turkey. ASF infection, not yet reported in this country, should drive from Caucasian countries and cross the country from Asia to Europe to reach the target countries on the border (Bulgaria and Greece). The model assumes negligible probability that WB would cross the Bosphorus, Dardanelles straits, or Marmara Sea, as these act as natural barriers that prevent contact between WB populations on either side (De la Torre et al., 2015). Although the presence of viral infectious diseases in wild boar has been previously notified in Turkey, for example foot-and-mouth disease in 2011, it occurred in the European part of Turkey coming from the Thrace region of Bulgaria. The reasons why the epidemic did not spread within the country may be the relatively low WB population density and their relatively stable home ranges (Dhollander et al., 2016). As a result, only the WB-DP pathway was assessed. Risk by this pathway was low, reflecting a small DP population in the country for religious and cultural reasons.

A jackknife analysis shows that suitable habitat available for WB remains the most important risk estimator, while WB density is the least important. This suggests that WB presence is more relevant than WB density. These findings support the analysis by EFSA (2015) showing no correlation between WB density and notified cases in the same area. The importance of available wild boar habitat is underlined by the fact that this variable coincides with the locations of ASF notifications in the EU (1,451 cases in January 2014–December 2015). Most notifications occurred in highly suitable habitat category 2 (66.02%), with the remaining 34% occurring primarily in category 1 (17.78%) and in agricultural areas located less than 2 km from categories 1 and 2 (14.96%). This emphasizes the usefulness of high-resolution maps of WB habitat suitability and backyard farm densities, which can help in the design of spatial strategies for controlling boar corridors (Bosch et al., 2012, 2014) and in the characterization of the WB-DP interface, which has been shown to have serious implications for the spread of ASF in Eastern Europe. According to the EFSA (2015), outbreaks on low-biosecurity farms in the EU always occur in areas with suitable wild boar habitat (categories 2 and 1).

In conclusion, the model suggests that new regions and countries may become infected due to (i) the WB–WB pathway, which drives the geographical advance of the disease within the EU, and (ii) the WB-DP pathway, which may cause the disease to enter the EU from neighbouring endemic areas with high ASFV persistence. The use of this simple, semi-quantitative approach appears to be a

successful and useful tool for estimating the risk of entry of infectious diseases transmitted by WB into new territories, as well as for optimizing the surveillance of WB-related wildlife diseases. Its main goal is to provide an easy-to-update, comprehensive picture of the risk of disease entry into the EU. It may help identify countries where such sub-national analysis should be a high priority. Nevertheless, it should be noted that conclusions from the model are based on a relatively small set of input data and apply only to the risk of new ASF introductions. Further work is still required if we are to gain better understanding of the spread of ASF in and around the EU.

Acknowledgements

The research leading to these results received funding from the European Union's Seventh Framework Programme (FP7/2007-2013) under grant agreement no 311931.

References

- Amici, A., F. Serrani, C. M. Rossi, and R. Primi, 2012: Increase in crop damage caused by wild boar (*Sus scrofa* L.): the “refuge effect”. *Agron. Sustain. Dev.* 32, 683–692.
- Ballari, S.A., and M. N. Barrios-García, 2014: A review of wild boar *Sus scrofa* diet and factors affecting food selection in native and introduced ranges. *Mammal Rev.* 44, 124–134.
- Bosch, J., S. Peris, C. Fonseca, M. Martínez, A. de la Torre, I. Iglesias, and M. J. Muñoz, 2012: Distribution, abundance and density of the wild boar on the Iberian Peninsula, based on the CORINE program and hunting statistics. *Folia Zool.* 61, 138–151.
- Bosch, J., A. de la Torre, T. Alexandrov, I. Iglesias, A. Miteva, and M. J. Muñoz, 2014: Can habitat suitability predict the presence of wild boar? Suitable land uses vs. georeferenced data in Bulgaria. *Folia Zool.* 63, 194–196.
- Costard, S., B. A. Jones, B. Martínez-López, L. Mur, A. de la Torre, M. Martínez, F. Sánchez-Vizcaíno, J. M. Sánchez-Vizcaíno, D. U. Pfeiffer, and B. Wieland, 2013: Introduction of African swine fever into the European Union through Illegal Importation of Pork and Pork Products. *PLoS One* 8, e61104.
- De la Torre, A., J. Bosch, I. Iglesias, M. J. Muñoz, L. Mur, B. Martínez-López, M. Martínez, and J. M. Sánchez-Vizcaíno, 2015: Assessing the risk of African swine fever introduction into the European Union by wild boar. *Transbound. Emerg. Dis.* 62, 272–279.
- Dhollander, S., G. J. Belsham, M. Lange, K. Willgert, T. Alexandrov, E. Chondrokouki, K. Depner, S. Khomenko, F. Özyörük, M. Salman, H.-H. Thulke, and A. Botner, 2016: Assessing the potential spread and maintenance of foot-and-mouth disease virus infection in wild ungulates: general

- principles and application to a specific scenario in Thrace. *Transbound. Emerg. Dis.* 63, 165–174.
- EEA, European Environmental Agency, 2006: NATLAN, Nature/land cover information package. European Environment Agency, Luxembourg.
- EFSA, 2015: African swine fever. *EFSA J.* 13, 4163, 1–92.
- Efsa, AHAW Panel, 2010: EFSA panel on animal health and welfare scientific opinion on African swine fever. *EFSA J.* 8, 1556.
- FAO, 2013: African swine fever in the Russian Federation: Risk factors for Europe and beyond. FAO EMPRES WATCH. Available at <http://www.fao.org/docs/eims/upload/310776/aq240e.pdf> (accessed November 15, 2014).
- Ficetola, G. F., A. Bonardi, P. Mairota, V. Leronni, and E. Padoa-Schioppa, 2014: Predicting wild boar damages to croplands in a mosaic of agricultural and natural areas. *Curr. Zool.* 60, 170–179.
- Gallardo, C., J. Fernández-Pinero, V. Pelayo, I. Gazeav, I. Markowska-Daniel, G. Pridotkas, R. Nieto, P. Fernández-Pacheco, S. Bokhan, O. Nevolko, Z. Drozhzhe, C. Pérez, A. Soler, D. Kolvasov, and M. Arias, 2014: Genetic variation among African swine fever genotype II viruses, eastern and central Europe. *Emerg. Infect. Dis.* 20, 1544–1547.
- Gallardo, C., A. Soler, R. Nieto, M. A. Sánchez, C. Martins, V. Pelayo, A. Carrascosa, Y. Revilla, A. Simón, V. Briones, J. M. Sánchez-Vizcaino, and M. Arias, 2015a: Experimental transmission of African swine fever (ASF) low virulent isolate NH/P68 by surviving pigs. *Transbound. Emerg. Dis.* 62, 612–622.
- Gallardo, M. C., A. de la Torre, J. Fernández-Pinero, I. Iglesias, M. J. Muñoz, and M. Arias, 2015b: African swine fever: a global view of the current challenge. *PHM* 1, 21.
- Genov, P., 1981: Significance of natural biocenoses and agroecosystems as the source of food for wild boar (*Sus scrofa* L.). *Ekol. Pol.* 29, 117–136.
- Gerard, J.F., B. Cargnelutti, F. Spitz, G. Valet, and T. Sardin, 1991: Habitat use of wild boar in a French agroecosystem from late winter to early summer. *Acta. Theriol.* 36, 119–129.
- Gogin, A., V. Gerasimov, A. Malogolovkin, and D. Kolbasov, 2013: African swine fever in the North Caucasus region and the Russian Federation in years 2007–2012. *Virus Res.* 173, 198–203.
- Gráda, C. Ó., 2001: Markets and Famines: evidence from Nineteenth-Century Finland. *Econ. Dev. Cult. Change* 49, 575–590.
- Herrero, J., A. García-Serrano, S. Couto, V. Ortuño, and R. García-González, 2006: Diet of wild boar *Sus scrofa* L. and crop damage in an intensive agroecosystem. *Eur. J. Wildl. Res.* 52, 250–245.
- Iglesias, I., M. J. Muñoz, F. Montes, A. Pérez, A. Gogin, D. Kolbasov, and A. de la Torre, 2015: Reproductive ratio for the local spread of African swine fever in wild boars in Russia. *Transbound. Emerg. Dis.* doi:10.1111/tbed.12337.
- Jenks, G. F., 1967: The data model concept in statistical mapping. *Int. Yearbook Cartogr.* 7, 186–190.
- Keuling, O., K. Lauterbach, N. Stier, and M. Roth, 2010: Hunter feedback of individually marked wild boar *Sus scrofa* L.: dispersal and efficiency of hunting in northeastern Germany. *Eur. J. Wildl. Res.* 56, 159–167.
- Morelle, K., and P. Lejeune, 2015: Seasonal variations of wild boar *Sus scrofa* distribution in agricultural landscapes: a species distribution modelling approach. *Eur. J. Wildl. Res.* 61, 45–56.
- Mur, L., B. Martínez-López, M. Martínez-Aviles, S. Costard, B. Wieland, D. U. Pfeiffer, and J. M. Sánchez-Vizcaino, 2012a: Quantitative risk assessment for the introduction of African swine fever virus into the European Union by legal import of live pigs. *Transbound. Emerg. Dis.* 59, 134–144.
- Mur, L., B. Martínez-López, and J. M. Sánchez-Vizcaino, 2012b: Risk of African swine fever introduction into the European Union through transport-associated routes: returning trucks and waste from international ships and planes. *BMC Vet. Res.* 8, 149.
- Mur, L., B. Martínez-López, S. Costard, A. de la Torre, B. A. Jones, M. Martínez, F. Sánchez-Vizcaino, M. J. Muñoz, D. U. Pfeiffer, J. M. Sánchez-Vizcaino, and B. Wieland, 2014: Modular framework to assess the risk of African swine fever virus entry into the European Union. *BMC Vet. Res.* 10, 145.
- Oganesyan, A. S., O. N. Petrova, F. I. Korennoy, N. S. Bardina, and A. Gogin, 2013: African swine fever in the Russian Federation: spatio-temporal analysis and epidemiological overview. *Virus Res.* 173, 204–211.
- OIE (World Organisation for Animal Health). 2013: WAHID (453 World Animal Health Information System). Available at <http://www.oie.int> (accessed December 30, 2015).
- Olševskis, E., 2015: Experience and challenges dealing with backyard pig farms during ASF outbreaks in Latvia. Scofah presentation, Food and Veterinary Service, Republic of Latvia, Riga, 23 May 2015.
- Oliver, W., and K. Leus, 2008: *Sus scrofa*. In: IUCN 2012. *IUCN Red List of Threatened Species*. Vers. 2012.2. Available at www.iucnredlist.org (accessed February 2012).
- Pejsak, Z., M. Truszczynski, E. Kozak, and I. Markowska, 2014: Epidemiological analysis of the two-first cases of ASF in wild boar in Poland. *Med. Weter.* 70, 369–372.
- Sánchez-Vizcaino, J. M., L. Mur, and B. Martínez-López, 2013: African swine fever (ASF): five years around Europe. *Vet. Microbiol.* 165, 45–50.
- Sánchez-Vizcaino, J. M., L. Mur, A. Sánchez-Matamoros, and B. Martínez-López, 2014: African swine fever: new challenges and measures to prevent its spread. 82nd General Session. World Assembly. OIE. Paris, 25–30 May 2014. Available at: <http://www.oie.int/doc/ged/D13786.PDF> (accessed September 2015).
- Saito, M., H. Momose, and T. Mihira, 2011: Both environmental factors and countermeasures affect wild boar damage to rice paddies in Boso Peninsula, Japan. *Crop. Prot.* 30, 1048–1054.
- Schley, L., and T. J. Roper, 2003: Diet of wild boar *Sus scrofa* in Western Europe, with particular reference to consumption of agricultural crops. *Mammal Rev.* 33, 43–56.

J. Bosch et al.

ASF Introduction by Wild Boar into Disease-Free EU Countries

- Schley, L., M. Dufrêne, A. Krier, and A. C. Frantz, 2008: Patterns of crop damage by wild boar (*Sus scrofa*) in Luxembourg over a 10-year period. *Eur. J. Wildl. Res.* 54, 599–589.
- Thurfjell, H., J. P. Ball, P. A. Åhlén, P. Kornacher, H. Dettki, and K. Sjöberg, 2009: Habitat use and spatial patterns of wild boar *Sus scrofa* (L.): agricultural fields and edges. *Eur. J. Wildl. Res.* 55, 517–523.
- Unkel, S., C. P. Farrington, P. H. Garthwaite, C. Robertson, and N. Andrews, 2012: Statistical methods for the prospective

- detection of infectious disease outbreaks: a review. *J. R. Stat. Soc. Ser. A Stat. Soc.* 175, 49–82.
- Vergne, T., A. Gogin, and D. U. Pfeiffer, 2015: Statistical Exploration of Local Transmission Routes for African Swine Fever in Pigs in the Russian Federation, 2007–2014. *Transbound. Emerg. Dis.* doi:10.1111/tbed.12391.

Publicación V

ORIGINAL ARTICLE

A Cartographic Tool for Managing African Swine Fever in Eurasia: Mapping Wild Boar Distribution Based on the Quality of Available Habitats

J. Bosch, I. Iglesias, M. J. Muñoz and A. de la Torre

Animal Health Research Center, National Institute for Agricultural and Food Research and Technology (CISA-INIA), Valdeolmos, Madrid, Spain

Keywords:

African swine fever; surveillance; wild boar distribution; land coverage; habitat

Correspondence:

J. Bosch, Animal Health Research Center, National Institute for Agricultural and Food Research and Technology (CISA-INIA), Carretera de Algete a El Casar, 28130 Valdeolmos, Madrid, Spain.
Tel: +34 91 6202300;
Fax: +34 91 6202247;
E-mail: jaime.bosch@inia.es

Received for publication April 26, 2016

doi:10.1111/tbed.12559

Summary

The current African swine fever (ASF) epidemic in Eurasia represents a risk for the swine industry with devastating socio-economic and political consequences. Wild boar appears to be a key factor in maintaining the disease in endemic areas (mainly the Russian Federation) and spreading the disease across borders, including within the European Union. To help predict and interpret the dynamics of ASF infection, we developed a standardized distribution map based on global land cover vegetation (GLOBCOVER) that quantifies the quality of available habitats (QAH) for wild boar across Eurasia as an indirect index for quantifying numbers of wild boar. QAHs were estimated using a seven-level scale based on expert opinion and found to correlate closely with georeferenced presence of wild boar ($n = 22\ 362$): the highest wild boar densities (74.47%) were found in areas at the two highest QAH levels, while the lowest densities (5.66%) were found in areas at the lowest QAH levels. Mapping notifications from 2007 to 2016 onto the QAH map showed that in endemic areas, 60% of ASF notifications occurred in domestic pigs, mostly in agricultural landscapes (QAHs 1.75 and 1) containing low-biosecurity domestic pig farms. In the EU, in contrast, 95% of ASF notifications occurred in wild boar, within natural landscapes (QAH 2). These results suggest that the QAH map can be a useful epi-tool for defining risk scenarios and identifying potential travel corridors for ASF. This tool will help inform resource allocation decisions and improve prevention, control and surveillance of ASF and potentially of other diseases affecting swine and wild boar in Eurasia.

Introduction

Wild boar (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758) acts as a reservoir of many infectious diseases that come into regular contact with livestock and humans (Meng et al., 2009). African swine fever (ASF) can affect wild boar and domestic pigs, and it is one of the most important viral animal diseases because of its health and socioeconomic consequences (Sánchez-Vizcaíno et al., 2012). Since the last entrance of ASF into continental Europe in 2007 through the Caucasus region, the disease has spread rapidly, affecting the Russian Federation and six new countries in the last four years: Ukraine (2012), Belarus (2013), and Latvia, Lithuania, Estonia and Poland (all in 2014). The disease continues to

progress through all these countries despite control measures, suggesting that more effective ways of controlling ASF are needed.

Wild boar does not appear to play the same role in ASF spread in different parts of eastern Europe. In endemic areas – Russian Federation, Belarus, Ukraine and the Caucasus region (Gogin et al., 2013) – the animal appears to play a secondary role in disease transmission (Vergne et al., 2015). Nevertheless, the fact that wild boar can transmit the virus (Iglesias et al., 2015) implies that they can maintain infectivity and provide positive feedback that sustains virus circulation between wild boar and free-range pigs. In contrast, in the eastern region of the EU, wild boar appears to play a primary role in ASF spread: it is associated with

multiple ASF introductions in the EU, as well as with local ASF spread within EU countries. Indeed, just over 94% of ASF cases have been reported in wild boar (OIE, 2016).

The lack of a vaccine or treatment for ASF means that reliable risk-based surveillance strategies are imperative for preventing and controlling the disease. However, such strategies require a uniform, reliable data set showing the distribution and density of wild boar on a global scale, or at least across Eurasia. Data are available on the distribution of this species at the global level (Mitchel-Jones et al., 1999; WWF, 2006; Afonin et al., 2008; IUCN, 2012), but the geographical information provided is only limited to known locations of presence. Other data are based partly on hunting bags for Europe (Deinet et al., 2013; Massei et al., 2015), which do not always accurately reflect the real number of animals (Massei et al., 2015) and which depend on country-specific data collection techniques, the number of hunters and the distances they cover, the number of hunting days (Brøseth and Pedersen, 2000) and hunting pressure (Toïgo et al., 2008; Servanty et al., 2011).

One approach to analysing the spread of infectious animal diseases that has proven quite successful is wildlife species distribution using standardized digital cartography of vegetation coverage, such as the CORINE land use database (EEA, 2006) or GLOBCOVER global land cover composites (Arino et al., 2012). The resulting models of wildlife distribution (Belongie, 2008; Rondinini et al., 2011; Bosch et al., 2014a) are based on the presence of vegetation and habitat suitable for natural populations (Gerrard et al., 2001; Massolo et al., 2007; Bosch et al., 2012, 2014b), and they have proven quite useful for population management (Massolo et al., 2007; Saito et al., 2011, 2012; Podgórski et al., 2013; Ficetola et al., 2014), analysis of wildlife–livestock interfaces (Hull et al., 2014) and analysis of infectious disease spread (Morand et al., 2014).

Indeed, a map of wild boar habitat quality has been developed based on wild species–land use relationships in the CORINE database to assess the risk of ASF introduction into EU countries (Costard et al., 2013; de la Torre et al., 2013). Unfortunately, this approach cannot be extrapolated outside the EU, as CORINE is available only within the EU and no cartographic land use data are available at the Eurasian level. In addition, the regional-scale land use data in CORINE are not directly comparable with global-scale telemetry-based data on global vegetation land cover (GLOBCOVER) (Pereira and Cooper, 2006). The data sets cannot be integrated mainly because they are built on different land cover classification systems (including different definitions of forest) and different classification methods.

Therefore, this study aimed to adopt a different approach to generate a standardized distribution map of the quality of available habitats for wild boar on the Eurasian scale. Data on vegetation cover were extracted from

GLOBCOVER, as this is one of the most important factors affecting wild boar distribution (Markina-Lamonja, 1998), and it can limit species spread (Herrero et al., 2006). The cartographic epi-tool presented here may prove to be a useful geospatial product for veterinary services, wildlife management authorities and decision makers for identifying at-risk areas in ASF surveillance and control programmes.

Material and Methods

This study was performed using standardized global vegetation land cover and expert opinion to assign each land class to a different level of quality as a wild boar habitat; the resulting values for 'quality of available habitats' (QAH) were validated using field data on wild boar locations in several databases. Then, we assessed the usefulness of the QAH map for epidemiological studies by mapping the locations of ASF notifications in wild boar and domestic pigs onto the QAH map.

Study area

The study area covers the Palearctic and Oriental regions, including the terrestrial ecoregions of Europe, Asia, the region north of the Himalayan foothills, northern Africa, and the northern and central parts of the Arabian Peninsula and East Asia. Nine data sets of wild boar distribution were combined to produce a single wild boar presence limit mask to narrow the area of the study to the current range of wild boar distribution. The following data sets were used: (i) IUCN Red List Dataset, IUCN (2012); (ii) World Wildlife Fund, WWF (2006); (iii) Long (2003); (iv) the Atlas of European Mammals, Mitchel-Jones et al. (1999); (v) the AgroAtlas website, Afonin et al. (2008); (vi) the National Inventory of Biodiversity of the Spanish Ministry of Agriculture, Palomo et al. (2007); (vii) Bosch et al. (2012); (viii) Bosch et al. (2014a); and (ix) Bosch et al. (2014b).

QAH map

The 300 m GLOBCOVER data set (Arino et al., 2012) was chosen to represent the specific habitat preferences of wild boar. It contains globally standardized land cover classes, which show higher global accuracy than other land cover classifications (Bicheron et al., 2008; Defourny et al., 2009). This resolution is compatible with the minimum home range values for wild boar of 0.029 and 0.09 km² (Russo et al., 1997; Sodeikat and Pohlmeier, 2003).

A total of 23 land cover classes (Table 1) were assigned to one of five QAH levels defined based on levels described by Bosch et al. (2012, 2014a) and on IUCN classification of major wild boar habitat types (Oliver and Leus, 2008). The

Table 1. Expert opinion ratings of wild boar habitat suitability (QAH level) for different land cover classes

GLOBCOVER legend United Nation Land Cover Classification System		Expert opinion results			
Land cover class	Description	QAH level (median)	Mean	SD	CV ^a
30	Mosaic vegetation (grassland/shrubland/forest) (50–70%)/cropland (20–50%)	2.00	1.95	0.16	0.08
40	Closed-to-open (>15%) broadleaved evergreen or semi-deciduous forest (>5 m)	2.00	1.83	0.35	0.19
50	Closed (>40%) broadleaved deciduous forest (>5 m)	2.00	1.85	0.34	0.18
100	Closed-to-open (>15%) mixed broadleaved and needle-leaved forest (>5 m)	2.00	1.85	0.24	0.13
110	Mosaic forest or shrubland (50–70%)/grassland (20–50%)	2.00	1.90	0.21	0.11
130	Closed-to-open (>15%) (broadleaved or needle-leaved, evergreen or deciduous) shrubland (<5 m)	2.00	1.66	0.64	0.39
20	Mosaic cropland (50–70%)/vegetation (grassland/shrubland/forest) (20–50%)	1.75	1.70	0.35	0.21
120	Mosaic grassland (50–70%)/forest or shrubland (20–50%)	1.75	1.65	0.41	0.25
60	Open (15–40%) broadleaved deciduous forest/woodland (>5 m)	1.50	1.65	0.34	0.21
70	Closed (>40%) needle-leaved evergreen forest (>5 m)	1.50	1.55	0.28	0.18
90	Open (15–40%) needle-leaved deciduous or evergreen forest (>5 m)	1.50	1.60	0.32	0.20
160	Closed-to-open (>15%) broadleaved forest regularly flooded (semi-permanently or temporarily) – Fresh or brackish water	1.50	1.45	0.44	0.30
11	Post-flooding or irrigated croplands (or aquatic)	1.00	0.83	0.54	<i>0.65</i>
14	Rainfed croplands	1.00	1.10	0.21	0.19
140	Closed-to-open (>15%) herbaceous vegetation (grassland, savannas or lichens/mosses)	1.00	0.88	0.63	<i>0.72</i>
170	Closed (>40%) broadleaved forest or shrubland permanently flooded – Saline or brackish water	1.00	0.91	0.71	<i>0.78</i>
180	Closed-to-open (>15%) grassland or woody vegetation on regularly flooded or waterlogged soil – Fresh, brackish or saline water	1.00	0.96	0.36	0.38
150	Sparse (<15%) vegetation	0.10	0.42	0.53	1.26
230	No data (burnt areas, clouds)	0.10	0.10	0.00	0.00
190	Artificial surfaces and associated areas (Urban areas >50%)	0.05	0.51	0.70	1.26
200	Bare areas	0.05	0.05	0.05	1.00
210	Water bodies	0.00	0.13	0.31	2.38
220	Permanent snow and ice	0.00	0.00	0.00	–

SD, standard deviation; CV, coefficient of variation; QAH, quality of available habitats.

^aThe CV reflects dispersion among expert opinions: 'good degree of consensus in bold', 'less than satisfactory degree of consensus in italic' and 'poor degree of consensus in bold italic'.

five QAH levels were 0, 'absent'; 0.1, 'unsuitable'; 1, 'suitable areas for food or shelter'; 1.5, 'suitable areas for food and shelter, but used mainly for one or the other'; and 2, 'suitable areas for both food and shelter'. We assumed that the species would be most abundant in habitats with QAH levels near 2, while least abundant in habitats with QAH levels below 1.

We convened 10 scientific and technical specialists (Ayyub, 2001) with extensive relevant experience with field studies and publications on biological, environmental and ecological studies of wild boar in both natural environments and agroecosystems throughout the study territory, including the Palaearctic and Oriental regions. Using a methodology adapted from the Delphi method, we sent questionnaires to the experts asking them to rate each land cover class using the five QAH levels described above. Questionnaires were sent out in April 2014, and all 10 complete questionnaires were returned less than 2 months later. During this period, the experts discussed one on one with

the facilitator about questions and perspectives on the relationship between wild boar and vegetation cover. This discussion allowed us to collect additional material for defining expert opinion, without the need for further rounds of questionnaires. This prevented the experts from being exposed to 'subtle pressure to conform with group ratings' (Witkin and Altschuld, 1995).

The final QAH level for each land cover class was defined using the median values of expert responses; the median is a highly robust measure of the central tendency in group judgment and is less sensitive to extreme values than the mean (Gordon, 2003). Degree of consensus among expert opinions was measured using the coefficient of variation (CV) (English and Keran, 1976), which is the ratio of the standard deviation to the mean. 'Good degree of consensus' was defined as $CV < 0.5$; 'less than satisfactory degree of consensus', $0.5 < CV < 0.8$; and 'poor degree of consensus', $CV > 0.8$. QAH levels were represented in Eurasia as a choropleth gradient map using ESRI ArcGIS 10.0.

Assessment of the QAH map based on wild boar presence

GPS coordinates showing wild boar occurrence and/or reproduction with an accuracy ≤ 1 km were obtained from biological and epidemiological sources, including researchers in wildlife ecology and conservation biology, scientific institutions and wildlife monitoring operations in the field. These sources included The Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2015), records of notified cases of wild boar diseases from WAHID (OIE, World Organisation for Animal Health, 2016), the SRINRIVV-Russian Government information system and Animal Health and Welfare Directorate, the Bulgarian Food Safety Agency (BFSA) (data provided by government veterinarians in Bulgaria), Genbank (US National Center for Biotechnology Information, 2015), Wilson and Reeder (2005), Melis et al. (2006), Markina-Lamonja and Telletxea (2007), Afonin et al. (2008) and field data from animal trapping studies and official surveillance plans (Spanish Ministry of Agriculture, Food and Environment).

Records of wild boar presence were superimposed on the QAH map, and the percentage and normalized density for each QAH level were estimated. The density was calculated as the number of wild boar presence records divided by the number of cells within the surface area covered by the records.

The QAH map was assessed using multinomial adjustment, which is a chi-squared test of goodness of fit. The number of observed presence records (n_{observed}) at each QAH level was compared with the number of presence records expected at that level based on surface area ($n_{\text{expected by size}}$). This statistical analysis was performed in SPSS 15.0 (SPSS, 1989–2006).

Assessment of the QAH map as an epi-tool for studies of ASF epidemiology

We mapped ASF notifications in wild boar and domestic pig between January 2007 and January 2016 (OIE, World Organisation for Animal Health, 2016 and SRINRIVV-Russian, 2015) onto the QAH levels. The number of notifications at each QAH level was estimated using an endemic scenario (Russian Federation, Belarus, Ukraine and Caucasus region) and an EU scenario (Estonia, Latvia, Lithuania and Poland).

Results and Discussion

QAH map for wild boar

Expert opinions led to the classification of land cover classes 30, 40, 50, 100, 110 and 130 as QAH 2, while land cover classes 60, 70, 90 and 160 were classified as QAH 1.5 (Table 1). Both QAH levels showed a 'good degree of

consensus'. Experts agreed on a median QAH of 1.75 for land cover classes 20 and 120 (mosaic vegetation), and they advised that this level be added to the original 5-level scale. These zones offer heterogeneous resources in space and/or time (Genov, 1981; Gerard et al., 1991; Welander, 2000; Schley and Roper, 2003; Thurfjell et al., 2009; Hafeez et al., 2011) that wild boar can exploit as an ecological-generalist species (Herrero et al., 2006; Keuling et al., 2009; Ballari and Barrios-García, 2014).

QAH level 1 showed a 'good degree of consensus' except for land cover classes 11, 140 and 170, which showed a 'less than satisfactory degree of consensus'. Land cover class 140 is herbaceous vegetation (grasslands) and was assigned a QAH value of 1 by 60% of experts. This is in line with several studies showing the presence of wild boar in mountain grasslands (Gallo Orsi et al., 1995; Welander 2000; Bueno et al., 2009), especially when food is scarce in forests (Welander 2000; Herrero et al., 2005). Land cover class 170 accounts for only 0.03% of the surface area of Eurasia, extending over a small area of Indonesia, Bangladesh and India. One-third of experts assigned a QAH value of 1 to this land cover class; one expert hesitated and in the end abstained from assigning QAH. This variability among experts may reflect lack of research on wild boars in broad-leaf forest or permanently flooded shrublands. In the end, we assigned a QAH of 1 to both land cover classes 140 and 170.

Experts highlighted the importance of land cover classes in which monoculture zones lie close to – but are clearly delineated from – natural areas of wild boar. This is the case for post-flooding or irrigated croplands (land cover class 11) and rainfed croplands (land cover class 14), which therefore favour the presence of wild boar (Amici et al., 2012). To reflect this, we assigned a QAH of 1 to the 2-km buffer area that borders natural landscapes (henceforth referred to buffer monoculture areas) and a QAH of 0.5 to the remaining monoculture areas (marginal agriculture areas) for these two land cover classes. The 2-km distance was based on the home range of wild boar (Truvé and Lemel, 2003; Keuling et al., 2009; Bosch et al., 2012; Podgórski et al., 2013), presence of wild boar in these buffer areas (Thurfjell et al., 2009; Saito et al., 2011, 2012; Bosch et al., 2014a; Ficetola et al., 2014; Morelle and Lejeune, 2015), migration between natural landscapes and cultivated lands (Dardaillon, 1986; Herrero et al., 2006; Keuling et al., 2009), habitat suitability in terms of food and/or shelter (Schley and Roper, 2003; Bosch et al., 2012, 2014a) and the influence of crops and crop damage on wild boar behaviour (Amici et al., 2012; Koderá et al., 2010).

'Poor degree of consensus' was observed for land cover class 150 (QAH 0.1) and for land cover classes 190, 200 and 210 (QAH 0). We assigned a QAH of 0.1 to land cover class 150 because 70% of experts assigned this QAH value. The

high CV reflects the fact that the mean QAH was near zero, in which case the CV approaches infinity, and may not necessarily indicate scatter in the data (Gulhar et al., 2012). Similarly, 60% of experts assigned QAH of 0 to land cover classes 200 and 210, so we assigned the same values as final expert opinion.

The worst consensus among experts was observed for land cover class 190 (urban areas). Half the experts assigned a QAH of 0, 10% assigned a value of 0.5, 30% assigned a value of 1 and remaining 10% assigned a value of 2. The resulting median value of 0.05 led us to assign this land cover class a QAH of 0. Experts considered urban areas as a possible wild boar habitat because animals have been reported there, but they did not consider such urban presence a general rule or equally important for all urban regions. To understand this variability in the adaptation to urban areas and better assess their suitability as habitat, Börner et al. (2012) and Prévot et al. (2012) suggested collecting accurate data on zones surrounding urban areas as well as local georeferenced studies based on wild boar presence, landscape spatial configuration (Morelle and Lejeune, 2015), landscape functional connectivity and spatial behaviour of wild boar population (Keuling et al., 2009; Podgórski et al., 2013).

As a result of these considerations, the originally envisaged 5-level QAH scale (2, 1.5, 1, 0.1, 0) was expanded to a 7-level scale that better reflected expert opinion (2, 1.75, 1.5, 1, 0.5, 0.1, 0; Table 2).

We generated a map showing the distribution of QAH levels across Eurasia (Fig. 1). In that figure, darker colours correspond to higher QAH levels and they cover Europe (Mediterranean and temperate zones), the Russian Federation (north-west) and south-east Asia. Lighter colours correspond to lower QAH values, such as in Taimyr, the Russian tundra and coastal zones of north-east, central and eastern Siberian taiga. Areas unfavourable and unsuitable for wild boar (white) lie in the centre of the Eurasian continent, in northern parts of the Russian Federation and along the southern part of Eurasia; these areas feature bare land, deserts and permanent snow and ice. The limit of wild boar presence distribution was 65° 8' in our map (Fig. 1), which is in line with studies reporting wild boar at latitudes below 66°5' (Danilov et al., 2003) and breeding areas around 62°–63° (Danilov et al., 2003; Markov et al., 2005).

Assessment of the QAH map based on wild boar presence

Data on the presence of wild boar in Eurasia were collected from 72 of 87 possible countries and involved 22 362 observations (Fig. 1). Most (81%) of the observations were for single wild boar, suggesting minimum redundancy in the field data. An even greater proportion of data (87.4%) was direct field observations collected through wildlife monitoring and radiotracking. Nearly 94% of data were

collected between 2000 and 2015, overlapping with when data were collected to generate the GLOBCOVER standardized global vegetation land cover in 2009. No significant changes in land cover occurred during this period; recent land management regimes have been much less extensive than in previous decades (Jepsen et al., 2015).

In general, locations of wild boar correlated directly with QAH level: areas with a QAH of 2 contained 52.21% of wild boar records; QAH 1.75, 22.26%; QAH 1.5, 8.74%; and QAH 1, 11.1% (Table 3). These four QAH levels contained 21 097 wild boar observations (94.31%), while the remaining QAH levels of 0, 0.1 and 0.5 contained, respectively, 2.74%, 2.58% and 0.33% of wild boar records (Table 3). Similar results were obtained for the normalized densities of wild boar (Table 3). The highest wild boar densities were found in areas at the two highest QAH levels, while the lowest densities were found in areas at the lowest QAH levels. These results indicate that the QAH map developed from expert opinion classifies habitat suitability reasonably well. Supporting this is the significant difference between n_{observed} and $n_{\text{expected by size}}$ (19 304.29, df 6, $P < 0.001$), suggesting that the numbers of observations reflect habitat quality rather than surface size (Table 4).

Wild boar abundance was lower in areas of QAH 1.5 than in areas of QAH of 1. The largest surface at QAH of 1.5 is taken up by land cover class 90 (boreal forests/taiga) in northern parts of the Russian Federation (Olson et al., 2001). It is covered by snow most of the year and contains the isolines with snow depths of 30–40 cm across Eurasia, where northern wild boar are known to exist (Formozov, 1946). The unexpectedly low abundance of wild boar on this land cover may reflect lack of sampling in these wildlands, which are difficult to access and have small or no human populations (Silvy, 2012). Other authors have already suggested lower densities of wild boar in these regions (Melis et al., 2006). On the other hand, decreasing snow coverage due to climate change may be increasing availability of food for wild boar (Bieber and Ruf, 2005; Geisser and Reyer, 2005; Melis et al., 2006), allowing its survival and even growth in these areas and its progression northwards (Spitz, 1999; Markov et al., 2005; Apollonio et al., 2010). More field data along a latitudinal gradient are needed to provide more detailed, georeferenced information on wild boar on the continental scale.

Assessment of the QAH map as an epi-tool for studies of ASF epidemiology

Overlap of ASF notifications on the QAH map revealed different patterns in the endemic and EU scenarios (Fig. 2). In endemic areas, 32% of ASF notifications occurred in areas at QAH 2, 36% in QAH 1.75 and 21% in QAH 1 (Table 5). ASF outbreaks among domestic pigs (or wild boars) in

Table 2. Expert-assigned QAH levels based on land cover class

	QAH level			LAND COVER (GLOBCOVER)	
	Value	Name	Description	Value	Description
Low quality	0	Unfavourable terrain (Absence)	Artificial surfaces and associated areas, bare areas and permanent snow and ice	190, 200, 210, 220	Unfavourable Terrains (incompatible land uses for wild boar)
	0.1	Unsuitable areas	Sparse vegetation and burnt areas	150, 230	Unsuitable for food or shelter. Possible transit area, or wild boar occur irregularly or infrequently
	0.5	Worst suitable habitat	Cultivated terrestrial areas and managed lands (<i>irrigated crops and rainfed crops</i>)	11, 14 ^a	Agricultural resources more than 2 km from edge of selection of natural areas of wild boar
Medium quality	1	Suitable habitat	Predominantly agricultural landscapes: cultivated terrestrial areas and managed lands (<i>irrigated crops and rainfed crops</i>); herbaceous (<i>grassland</i>); natural and seminatural aquatic vegetation (<i>broadleaved forest or shrubland permanently flooded and grassland or woody vegetation on regularly flooded or waterlogged soil</i>)	11, 14 ^b 140, 170, 180	Agricultural resources less than 2 km from edge of selection of natural areas of wild boar Resources suitable for food or shelter
	1.5	Good suitable habitat	Natural and semi-natural terrestrial vegetation (<i>woody - trees: broadleaved deciduous forest/woodland and needle-leaved evergreen forest</i>); natural and seminatural aquatic vegetation (<i>broadleaved forest regularly flooded: semi-permanently or temporarily</i>)	60, 70, 90, 160	Suitable areas for food and shelter; but mainly used for shelter
High quality	1.75	Very good suitable habitat	Predominantly agricultural landscapes: cultivated terrestrial areas and managed lands (<i>mosaic cropland/natural and semi-natural vegetation</i>); natural and semi-natural terrestrial vegetation (<i>mosaic grassland/forest or shrubland</i>)	20, 120	Suitable areas for food and shelter; but mainly used for food
	2	Best suitable habitat	Predominantly natural landscapes: cultivated terrestrial areas and managed lands (<i>mosaic natural and semi-natural vegetation/cropland</i>); natural and semi-natural terrestrial vegetation (<i>broadleaved evergreen or semi-deciduous forest, broadleaved deciduous forest, mixed broadleaved and needle-leaved forest, mosaic forest or shrubland/grassland, broadleaved or needle-leaved and evergreen or deciduous closed to open shrubland</i>)	30, 40, 50, 100, 110, 130	Resources suitable for use as both food and shelter

Results obtained from the expert opinion.

^aMarginal monoculture area (>2 km).^bBuffer monoculture area (<2 km).

endemic areas were distributed among the QAH levels as follows: 20% (or 51%) of outbreaks, QAH 2; 42% (or 28%), QAH 1.75; and 27% (or 12%), QAH 1. Our results indicate that outbreaks in domestic pigs occur mainly in mosaic agro-forest areas (QAH 1.75) and buffer monoculture areas (QAH 1), where agro-livestock activities are usually concentrated. This is consistent with the fact that

low-biosecurity systems of domestic pigs have been described as the main driver of ASF spread in northern and southern parts of the Russian Federation (Oganessian et al., 2013; Iglesias et al., 2015; Vergne et al., 2015). Indeed, the high frequency of outbreaks among domestic pigs, which accounted for 60% of all ASF notifications, has been associated with high pig density on low-biosecurity farms and

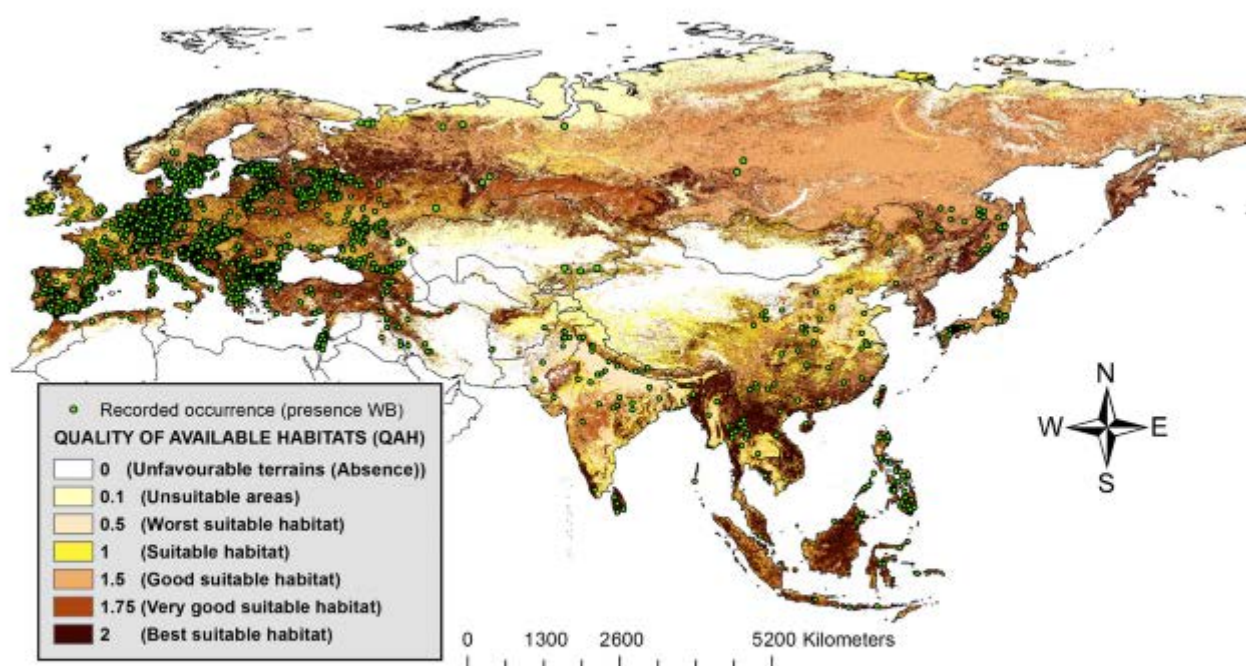


Fig. 1. Map of the quality of available habitats (QAH) levels for wild boar in Eurasia. Darker colours indicate areas with greater quality of habitat availability; light yellow, areas with lower quality of habitat availability; white, areas with unfavourable terrains of wild boar. The complete data set of wild boar occurrences ($n = 22\ 362$) is shown as green dots.

Table 3. Distribution of wild boar observations across QAH levels

Habitat quality	QAH level	No. wild boar records	% of total records	No. cells	% of total cells	Normalized density*
Low quality	0	612	2.74	144 267 279	17.01	4.24
	0.1	578	2.58	121 186 772	14.29	4.77
	0.5	75	0.33	31 636 025	3.73	2.37
Medium quality	1	2 483	11.1	102 532 480	12.09	24.22
	1.5	1 955	8.74	168 729 225	19.89	11.59
High quality	1.75	4 980	22.26	101 575 602	11.97	49.03
	2	11 679	52.21	178 348 371	21.02	65.48
Total		22 362	100	848 275 754	100	26.36

*Normalized density = (no. of wild boar records/no. of cells) $\times 10^6$.

high human density (Zaberezhnyi et al., 2012; Korennoy et al., 2014; Vergne et al., 2015).

The observation that 40.9% of ASF cases occurred in wild boar in agroforestry mosaic and monoculture areas may reflect the animal's opportunistic tendency to forage on agricultural land and consume feed set out for livestock (Schley and Roper, 2003; Oliver and Leus, 2008; Thurfjell et al., 2009). In these areas, wild boars can receive, with minimal foraging, substantial amounts of protein from cultivated plants such as maize, wheat, barley, rapeseed and sunflower seeds (Caley, 1993). The availability of these plants influences wild boar behaviour (Dardaillon, 1986; Schley and Roper, 2003; Herrero et al., 2006): the animals usually move along these areas, coming into contact with domestic pigs on low-biosecurity farms. This favours ASF

virus transmission between the two hosts (Bengis et al., 2002; Meng et al., 2009; zu Dohna et al., 2014). The overlapping distribution of wild boar cases and domestic pig outbreaks in the Tver region on our QAH map is consistent with previous work attributing these events to spillovers from pig to boar population (Vergne et al., 2015).

Our results suggest that special attention should be paid to buffer monoculture areas (QAH 1). These boundary zones between natural landscapes (QAH 2) and agro-forest landscapes (QAH 1.75) share the characteristics of both habitats, providing excellent food and cover. Therefore, frequent direct and indirect contact is likely to occur here between both hosts, with domestic pigs acting as the primary source of ASF virus infection of wild boar (Vergne et al., 2015).

Table 4. Statistical analysis of the difference between the number of observed wild boar presence records (n_{observed}) and the number of records expected based on the size of the QAH level ($n_{\text{expected by size}}$)

QAH level	n_{observed}	$n_{\text{expected by size}}^*$	Residual
0	612	3 803.8	-3 188.4
0.1	578	3 195.5	-2 614.6
0.5	75	834.1	-758.4
1	2 483	2 703.6	-218.2
1.5	1 955	4 447.8	-2 508.9
1.75	4 980	2 676.7	2 305.7
2	11 679	4 700.5	6 982.7
Total	22 362		

*Based on the number of occupied cells within the study area. Overall analysis of the difference between n_{observed} and $n_{\text{expected by size}}$: $\chi^2 = 19\,304.29$, $df\,6$, $P < 0.001$.

At the same time, most ASF cases in wild boar occurred in natural landscapes (QAH 2) consisting of closed broad-leaved deciduous, mixed broadleaved and needle-leaved forest or mosaic forests with shrublands or grasslands. The high incidence of ASF cases in these areas makes sense, as

these areas provide wild boar with the greatest opportunities for food and shelter and because wild boar can efficiently transmit ASF at local level within its own population even in the absence of domestic pig (Iglesias et al., 2015). Occasionally, the disease spreads from wild to domestic pigs (Zaberezhnyi et al., 2012). Thus, the relevance of wild boar should not be underestimated in the endemic scenario: wild boar populations in natural landscapes may play an important role in maintaining disease infectivity and reinfecting domestic pigs through direct or indirect contacts.

The epidemiological implications of the EU scenario are quite different (Fig. 2). Nearly all ASF notifications (95%) occurred in wild boar and only 5% in domestic pigs, most of them on farms with low biosecurity. Most ASF notifications in wild boar (73.71%) and domestic pig (63.53%) occurred in natural landscapes at a QAH of 2; lower proportions of notifications in boar (21%) and pigs (34.1%) occurred in agricultural landscapes at QAH of 1.75 or 1 (Table 5). This epidemiological picture indicates that, in contrast to endemic areas, wild boar are a key factor in local

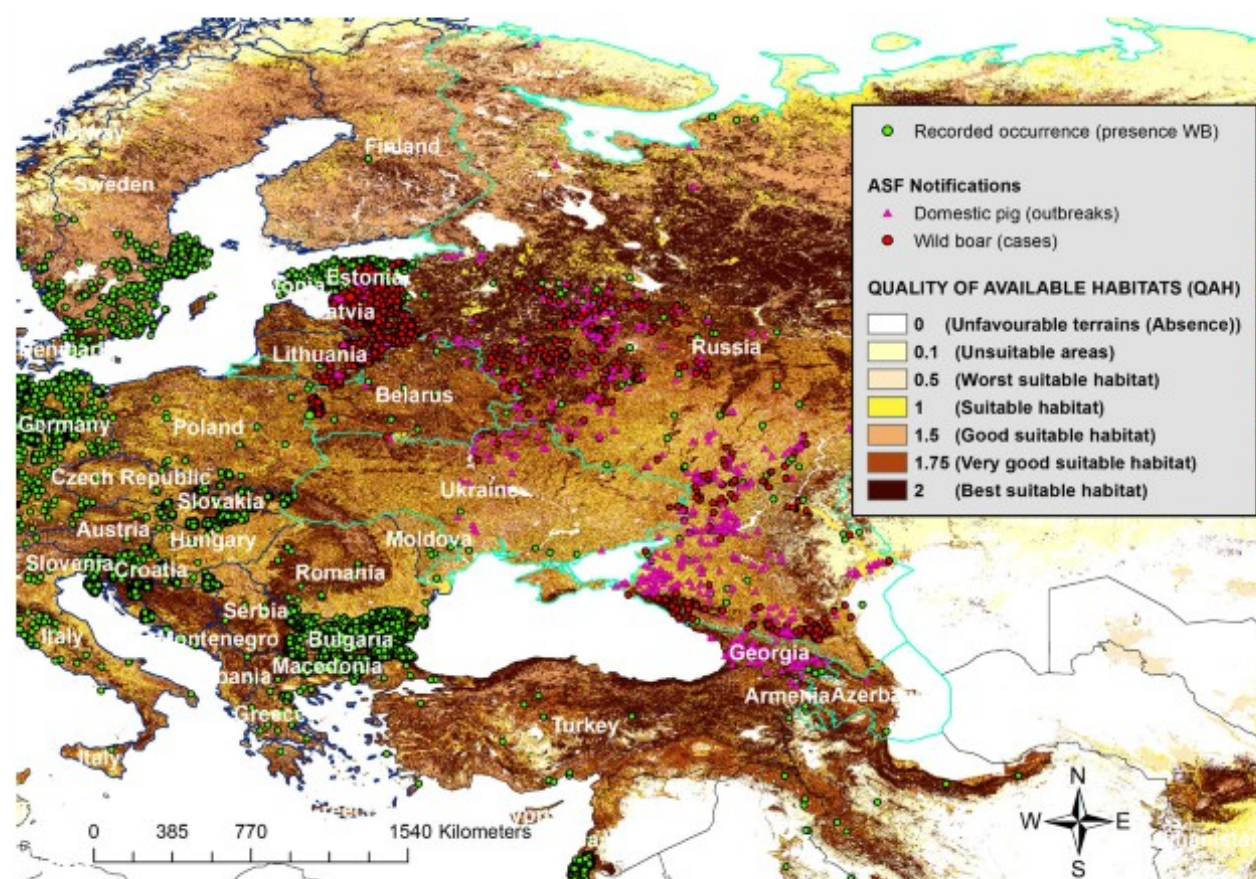


Fig. 2. Distribution of ASF notifications in wild boar and domestic pig (updated January 2016) across QAH levels. The dark blue border defines the areas used in the EU scenario (1 453 wild boar cases, 85 domestic pig outbreaks), while the light blue border defines the areas used in the endemic scenario (384 wild boar cases, 577 domestic pig outbreaks).

Table 5. Locations of ASF notifications in wild boar (cases) and domestic pigs (outbreaks) on the QAH map according to endemic and EU scenarios

QAH level	Scenario									
	Endemic areas (Russian Federation, Belarus, Ukraine and Caucasus region)						EU (Estonia, Latvia, Lithuania, Poland)			
	Wild boar		Domestic pig		Both		Wild boar		Domestic pig	
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
0	1	0.26	13	2.25	14	1.46	6	0.41	0	0
0.1	4	1.04	22	3.81	26	2.71	1	0.07	2	2.35
0.5	1	0.26	16	2.77	17	1.77	0	0	0	0
1	49	12.76	157	27.21	206	21.44	128	8.81	15	17.65
1.5	24	6.25	7	1.21	31	3.23	69	4.75	0	0
1.75	108	28.13	244	42.29	352	36.63	178	12.25	14	16.47
2	197	51.30	118	20.45	315	32.78	1 071	73.71	54	63.53
Total	384	100	577	100	961	100	1 453	100	85	100

spreading of ASF in the EU (EFSA, 2015): most notifications occurred in this host and within natural landscapes, which is the most suitable habitat for this species. So far outbreaks in domestic pigs have occurred sporadically in backyard farms, where they were quickly eradicated. The frequency of these outbreaks has declined rapidly since the end of 2014 based on official notifications (OIE, World Organisation for Animal Health, 2016). At the same time, most outbreaks among domestic pigs have occurred in natural landscapes at QAH 2 (EFSA, 2015) where ASF was previously present in wild boar. This suggests that outbreaks among pigs may be linked to ongoing infection in wild boar (Oļševskis et al., 2016). Feeding domestic pigs with ASF virus-contaminated fresh grass or crops has been proposed as a disease transmission route (Oļševskis et al., 2016), and wild boar tend to forage close to forest edges (Thurfield et al., 2009). Therefore, we argue that agricultural landscapes (mainly at QAH 1) where wild boar forage should be considered an interface area for ASF transmission between both species. The increasing annual number of ASF notifications in wild boar poses a permanent threat because the infected animals could lead to disease endemicity and can infect domestic pigs, with devastating socio-economic and political consequences for the EU swine industry.

The transmission of the disease from the endemic scenario (Russian Federation) via Belarus to the EU has been linked to multiple entries of ASF virus in infected wild boar, with most notifications in 2014 occurring within 13 km of the border (EFSA, 2015). According to our QAH map, 80% of notifications in wild boar in this 13-km buffer region occurred in natural landscapes (QAH 2), mainly broadleaved deciduous forests (land cover class 50) and mixed broadleaved and needle-leaved forests (land cover class 100). These areas can harbour extremely large numbers of wild boar throughout the year, guaranteeing species

flow to other territories and facilitating contact with other wild boar or subpopulations via vegetation corridors (Hansen and DiCastr, 2012). In this way, our map may be able to suggest potential routes of wild boar-mediated ASF introduction from endemic areas into central and south-eastern parts of the EU (Poland, Slovakia, Hungary and Romania). This is in line with previous reports identifying suitable wild boar habitat as one of the most important risk factors for ASF introduction into new EU countries (de la Torre et al., 2013; Costard et al., 2013).

The disease is currently found homogeneously throughout the four affected EU countries, consistent with the fact that much of the surface area provides good-quality habitat for wild boar (QAH 2). The exception is Poland, where notifications are limited to a particular area surrounded by the same high-quality habitat where notifications occurred. These surrounding areas may act as vegetation corridors allowing wild boar to flow into other territories. If this is true, our map suggests that wild boar may be able to spread the disease to nearly every part of the country, as is currently happening in Estonia, Latvia and Lithuania. Indeed, wild boar radiolocation studies in eastern Poland (Podgórski et al., 2013) indicate that 92.6% of wild boar are present in forest (QAH 2) and travel daily between 2.5 and 16.4 km, favouring contact between populations. Therefore, there appears to be no obvious barrier to prevent ASF from spreading to nearby areas. Our map shows similar QAH levels and distributions of wild boar habitat in neighbouring EU countries unaffected by ASF, suggesting the possibility of similar patterns of ASF spread to these areas.

Implications for ASF surveillance and control

Our results suggest that the QAH map is a useful tool to define different risk scenarios, which may guide risk-based interventions to control affected areas and prevent disease

in still-affected areas. One clear benefit of our map may be in guiding resource allocation decisions, such as hunting management and farm location. Our map supports risk modelling for both wild boar and domestic pig, allowing the development of comprehensive risk-based strategies and preventive interventions.

Areas at QAH 2, most of which are natural landscapes, should be considered key areas where ASF persists among wild boar populations. In these areas, particularly within Baltic countries and Poland, the incidence and prevalence of infection in domestic pigs should be monitored in the long term to assess risk of endemicity or the appearance of survival animals. Close surveillance of domestic pig farms in these areas is strongly recommended because it can allow rapid intervention in case of an ASF incursion. Pig farmers should be advised about the risk of keeping pigs outdoors in these areas, as this may promote contact between wild boars and pigs and allow ASF incursion into the latter. It may also be helpful to implement intervention strategies in these areas aimed at controlling ASF in wild boar.

Areas at QAH levels of 1 or 1.75, which comprise mainly agricultural landscapes as well as buffer monoculture and agroforestry areas, account for about half of the Eurasian surface (Estreguil et al., 2012; FAOSTAT database, 2012). These areas should be considered as key areas where ASF transmission occurs at the pig–wild boar interface, mainly wherever the density of open-air or backyard pig production is high, such as in endemic areas. Here, the priorities should be early diagnosis in domestic pigs and continuous monitoring of wild boar. In addition, pig farm biosafety and hunting management should be improved. For example, higher hunting rates of piglets (80%) and adult females should be promoted (Keuling et al., 2013), and systems that wild boar can use as artificial feeding places (feeders, water holes, supplementary feeding of ungulates) should be avoided, as these systems can significantly increase wild boar abundance and spatial concentrations (Thoen et al., 2014). In this sense, buffer monoculture areas (QAH 1) should be examined carefully because pig–wild boar interactions are more likely there. In these areas, we strongly recommend banning the use of fresh grass or crops to feed domestic pigs, as these food sources can become contaminated by infected wild boar.

The cartographic tool developed here can identify routes of ASF introduction or spreading and support modelling of ecological travel corridors and landscape connectivity. Travel corridors are continuous, unbroken or patched habitats that permit animals to travel securely from one habitat to another. Travel corridors from Ukraine into the EU pose a threat, especially given that the country notified 27 outbreaks in 2015 alone. Our QAH map indicates that most EU–Ukraine border areas have a QAH of 2 and are surrounded by vegetation corridors and areas with high

densities of domestic pigs on low-biosecurity farms (FAO EMPRES WATCH, 2010). We suggest that these areas should be defined as zones of surveillance together with other QAH 2 areas, particularly in broadleaved deciduous forests (land cover class 50) and mixed broadleaved and needle-leaved forests (land cover class 100).

The measures proposed here may also prove useful against other infectious diseases transmitted by wild boars as well as against wildlife diseases involving wild boars, such as classical swine fever, foot-and-mouth disease or Aujeszky's disease. At the same time, the insights from our QAH map should be interpreted with caution. The map is an approximation of wild boar distribution based only on habitat quality, so it does not take into account various other factors that can affect wild boar dispersal. These factors include hunting management, reintroduction and translocation as well as additional biotic and abiotic factors. More field data on georeferenced species abundance are needed to improve the map, particularly along the northern edges of the map and in areas surrounding urban zones. The map can also be strengthened by including data from ongoing international efforts, such as the European wild boar telemetry project within EUROBOR (similar to EURODEER, www.eurodeer.org). The more complete the data input into the QAH map, the more useful the map will be for predicting spread of wild boar and associated diseases, which can help epidemiologists and wildlife disease managers alike.

Conclusions

The QAH map for wild boar is a standardized and reliable cartographic tool showing the animal's distribution throughout Eurasia based on habitat suitability in terms of land cover class. One significant advantage of this approach is that it offers uniform information for all Eurasia, including areas where no or limited field data are available. The map can also provide predictions about wild boar abundance.

We propose the QAH map as a primary information source for wildlife management and epidemiological studies. It provides a spatially homogeneous population distribution, which is often a critical parameter for analysing pathogen transmission and maintenance within wildlife populations, as well as for identifying wild–domestic interactions. Using this cartographic epi-tool in combination with data on the infectivity and transmission dynamics of ASF in wild boars may allow modelling of the evolution and behaviour of the disease in a way that explicitly accounts for geospatial relationships. It can guide the definition of risk scenarios and identification of potential travel corridors, which may be useful for managing populations of wild boar and domestic pig as well as for implementing risk-based interventions for the prevention, control and

surveillance of ASF and other diseases shared between the two host species. Our map suggests that such efforts should focus on areas at QAH levels of 2, 1.75 and 1 to ensure early disease detection and rapid response.

Acknowledgements

This work was supported by the European Commission's Seventh Framework Programme (FP7/2007-2013) under grant agreement 311931 (ASFORCE) and the AT2015-002. We would like to thank the 10 experts who took part in the questionnaires; Florencio Markina la Monja for the radio-tracking studies; the Spanish Ministry of Agriculture, Food and Environment for the wild boar coordinates; Majda Valjavec-Gratian (NCBI User Services) for helping us extract wild boar coordinates of the Genbank database; and the Bulgarian Food Safety Agency and government veterinarians for providing wild boar coordinates.

References

- Afonin, A. N., S. L. Greene, N. I. Dzyubenko, and A. N. Frolov (eds.), 2008: Interactive agricultural ecological atlas of Russia and neighboring countries. *Economic Plants and their Diseases, Pests and Weeds*. Available at: http://www.agroatlas.ru/en/content/pests/Sus_scrofa/map/ (accessed 3 September 2013).
- Amici, A., F. Serrani, C. M. Rossi, and R. Primi, 2012: Increase in crop damage caused by wild boar (*Sus scrofa* L.): the "refuge effect". *Agron. Sustain. Dev.* 32, 683–692.
- Apollonio, M., R. Andersen, and R. Putman (eds.), 2010: *European Ungulates and Their Management in the 21st Century*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Arino, O., J. J. Ramos Perez, V. Kalogirou, S. Bontemps, P. Defourny, and E. Van Bogaert, 2012: Global Land Cover Map for 2009 (GlobCover 2009). *European Space Agency (ESA) & Université catholique de Louvain (UCL)*. doi: 10.1594/PANGAEA.787668. Available at: http://due.esrin.esa.int/page_globcover.php (accessed 17 October 2013).
- Ayyub, B. M., 2001: *Elicitation of Expert Opinions for Uncertainty and Risks: Theory, Applications, and Guidance*. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Ballari, S. A., and Barrios-García, M. N., 2014: A review of wild boar *Sus scrofa* diet and factors affecting food selection in native and introduced ranges. *Mammal Rev.* 44, 124–134.
- Belongie, C., 2008: Using GIS to create a gray wolf habitat suitability model and to assess wolf pack ranges in the Western Upper Peninsula of Michigan: Theory, Applications, and Guidance. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Bengis, R. G., R. A. Kock, and J. Fischer, 2002: Infectious animal diseases: the wildlife/livestock interface. *Revue Scientifique et Technique-Office international des épizooties*. 21, 53–66.
- Bicheron, P., M. Huc, C. Henry, S. Bontemps, and J. P. Lacaux, 2008: GlobCover products description manual, Issue 2, Revision 2, European Space Agency (ESA), 25 p.
- Bieber, C., and T. Ruf, 2005: Population dynamics in wild boar *Sus scrofa*: ecology, elasticity of growth rate and implications for the management of pulsed resource consumers. *J. Appl. Ecol.* 42, 1203–1213.
- Börner, K., M. Stillfried, A. Frantz, C. Staubach, S. Mouchantat, T. Müller, C. Freuling, U. Wittstatt, and R. Schneider, 2012: The need for biological background data in assessment of disease spread in the wild boar (*Sus scrofa* L.) using the example of Berlin-Brandenburg. In: *Book of 9th International Symposium on Wild Boar and other Suids*, p. 60. Hannover, Germany.
- Bosch, J., A. de La Torre, T. Alexandrov, I. Iglesias, A. Miteva, and M. J. Muñoz, 2014a: Can habitat suitability predict the presence of wild boar? Suitable land uses vs. georeferenced data in Bulgaria. *Folia Zool.* 63, 194–205.
- Bosch, J., F. Mardones, A. Pérez, A. de la Torre, and M. J. Muñoz, 2014b: A maximum entropy model for predicting wild boar distribution in Spain. *Span. J. Agric. Res.* 12, 984–999.
- Bosch, J., S. Peris, C. Fonseca, M. Martínez, A. de la Torre, I. Iglesias, and M. J. Muñoz, 2012: Distribution and abundance of the wild boar (*Sus scrofa* L.) on the Iberian Peninsula, based on the CORINE program and hunting statistics. *Folia Zool.* 61, 138–151.
- Brøseth, H., and H. C. Pedersen, 2000: Hunting effort and game vulnerability studies on a small scale: a new technique combining radio-telemetry, GPS and GIS. *J. Appl. Ecol.* 37, 182–190.
- Bueno, C. G., C. L. Alados, D. Gómez-García, I. C. Barrio, and R. García González, 2009: Understanding the main factors in the extent and distribution of wild boar rooting on alpine grasslands. *J. Zool.* 279, 195–202.
- Caley, P., 1993: Population dynamics of feral pigs (*Sus scrofa*) in a tropical riverine habitat complex. *Wildl. Res.* 20, 625–636.
- Costard, S., B. A. Jones, B. Martínez-López, L. Mur, A. de la Torre, M. Martínez, F. Sánchez-Vizcaino, J. M. Sánchez-Vizcaino, D. U. Pfeiffer, and B. Wieland, 2013: Introduction of African Swine Fever into the European Union through illegal importation of pork and pork products. *PLoS ONE* 8, e61104.
- Danilov, P., V. Zimin, and E. Ivanter, 2003: Changes in the fauna and distribution dynamics of terrestrial vertebrates in the European North of Russia. *Finnish Environ.* 485, 175–181.
- Dardaillon, M., 1986: Seasonal variations in habitat selection and spatial distribution of wild boar (*Sus scrofa*) in the Camargue, southern France. *Behav. Process.* 13, 251–268.
- de la Torre, A., J. Bosch, I. Iglesias, M. J. Muñoz, L. Mur, B. Martínez-López, M. Martínez, and J. M. Sánchez-Vizcaino, 2013: Assessing the risk of African Swine Fever Introduction into the European Union by Wild Boar. *Transbound. Emerg. Dis.* 62, 272–279.
- Defourny, P., L. Schouten, S. Bartalev, S. Bontemps, P. Cacetta, A. J. W. De Wit, C. D. Bella, B. Gerard, C. Giri, V. Gond, and G. W. Hazet, 2009: Accuracy assessment of a 300-m global land cover map: the GlobCover experience. In: *Proceedings of*

- the 33rd International Symposium on Remote Sensing of Environment (ISRSE), May 2009, Stresa, Italy.
- Deinet, S., C. Ieronymidou, L. McRae, I. J. Burfield, R. P. Foppen, B. Collen, and M. Böhm, 2013: Wildlife Comeback in Europe: The Recovery of Selected Mammal and Bird Species. Zoological Society of London, UK.
- EEA, European Environmental Agency, 2006: NATLAN, Nature/Land Cover Information Package. European Environment Agency, Luxembourg.
- Efsa, AHAW Panel (EFSA Panel on Animal Health and Welfare), 2015: African swine fever. *EFSA J.* 13, 1–92.
- Estreguil, C., G. Caudullo, D. de Rigo, and J. San Miguel, 2012: Forest landscape in Europe: pattern, fragmentation and connectivity. *EUR Scientific Tech Res.* 25717 (JRC 77295). doi: 10.2788/77842.
- English, G. M., and G. L. Keran, 1976: The prediction of air travel and aircraft technology to the year 2000 using the Delphi method. *Transp. Res.* 10, 1–8.
- FAO EMPRES WATCH, 2010. FAO takes a close look at the pig Sector in Eastern Europe to better understand the threats of African Swine fever. Available at: <http://www.fao.org/3/a-ak755e.pdf> (accessed 25 may 2015).
- FAOSTAT database, 2012. Available at: <http://faostat.fao.org> (accessed 9 June 2014).
- Ficetola, G. F., A. Bonardi, P. Mairota, V. Leronni, and E. Padoa-Schioppa, 2014: Predicting wild boar damages to croplands in a mosaic of agricultural and natural areas. *Curr. Zool.* 60, 170–179.
- Formozov, A. N., 1946: Snow cover as an integral factor of the environment and its importance in the ecology of mammals and birds. Russian, Engl. transl. by the Boreal Institute, University of Alberta, Edmonton, Orig.
- Gallo Orsi, U., B. Sicuro, P. Durio, L. Canalis, G. Mazzoni, E. Serzotti, and D. Chiariglione, 1995: Where and when: the ecological parameters affecting wild boars choice while rooting in grassland in an alpine valley. *Ibex J. Mt. Ecol.* 3, 160–164.
- Geisser, H., and H. U. Reyer, 2005: The influence of food and temperature on population density of wild boar *Sus scrofa* in the Thurgau (Switzerland). *J. Zool.* 267, 89–96.
- GenBank (NCBI User Services), 2015. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov> (accessed 22 August 2013).
- Genov, P., 1981: Significance of natural biocenoses and agro-cenoses as the source of food for wild boar (*Sus scrofa* L.). *Ekol Pol.* 29, 117–136.
- Gerard, J.-F., B. Cargnelutti, F. Spitz, G. Valet, and T. Sardin, 1991: Habitat use of wild boar in a French agroecosystem from late winter to early summer. *Acta Theriol.* 36, 119–129.
- Gerrard, R., P. Stine, R. Church, and M. Gilpin, 2001: Habitat evaluation using GIS: a case study applied to the San Joaquin Kit Fox. *Landsc. Urban Plan.* 52, 239–255.
- Gogin, A., V. Gerasimov, A. Malogolovkin, and D. Kolbasov, 2013: African swine fever in the North Caucasus region and the Russian Federation in years 2007–2012. *Virus Res.* 173, 198–203.
- Gordon, T. J., 2003: The Delphi method. In: Glenn, J. C., and T. J. Gordon (eds), *Futures Research Methodology Version 2.0*. American Council for the United Nations University, Washington.
- Gulhar, M., G. K. Kibria, A. N. Albatineh, and N. U. Ahmed, 2012: A comparison of some confidence intervals for estimating the population coefficient of variation: a simulation study. *Stat. Oper. Res. Trans.* 36, 45–68.
- Hafeez, S., M. Abbas, Z. H. Khan, and E. Rehman, 2011: Preliminary analysis of the diet of wild boar (*Sus scrofa* L., 1758) in Islamabad, Pakistan. *Turk. J. Zool.* 35, 115–118.
- Hansen, A. J., and F. DiCasteri (eds), 2012: *Landscape boundaries: consequences for biotic diversity and ecological flows* (Vol. 92). Springer Science & Business Media, New York.
- Herrero, J., I. Irizar, N. A. Laskurain, A. García-Serrano, and R. García González, 2005: Fruits and roots: wild boar foods during the cold season in the southwestern Pyrenees. *Ital. J. Zool.* 72, 49–52.
- Herrero, J., A. García-Serrano, S. Couto, V. Ortuño, and R. García-González, 2006: Diet of wild boar *Sus scrofa* L. and crop damage in an intensive agroecosystem. *Eur. J. Wildl. Res.* 52, 250–245.
- Hull, V., J. Zhang, S. Zhou, J. Huang, A. Viña, W. Liu, M. Tuanmu, R. Li, D. Liu, W. Xu, Y. Huang, Z. Ouyang, H. Zhang, and L. Jianguo, 2014: Impact of livestock on giant pandas and their habitat. *J. Nat. Conserv.* 22, 256–264.
- IUCN, 2012. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. Available at: <http://www.iucnredlist.org/> (accessed 3 September 2013).
- Iglesias, I., M. J. Muñoz, F. Montes, A. Perez, A. Gogin, D. Kolbasov, and A. Torre, 2015: Reproductive ratio for the local spread of African swine fever in wild boars in the Russian Federation. *Transbound. Emerg. Dis.* doi: 10.1111/tbed.12337.
- Jepsen, M. R., T. Kuemmerle, D. Müller, K. Erb, P. H. Verburg, H. Haberl, J. P. Vesterager, M. Andrič, M. Antrop, G. Austrheim, and L. Björn, 2015: Transitions in European land-management regimes between 1800 and 2010. *Land Use Pol.* 49, 53–64.
- Keuling, O., E. Baubet, A. Duscher, C. Ebert, C. Fischer, A. Monaco, T. Podgórski, C. Prevot, K. Ronnenberg, G. Sodeikat, N. Stier, and H. Thurfjell, 2013: Mortality rates of wild boar *Sus scrofa* L. in central Europe. *Eur. J. Wildl. Res.* 59, 805–814.
- Keuling, O., N. Stier, and M. Roth, 2009: Commuting, shifting or remaining? Different spatial utilisation patterns of wild boar *Sus scrofa* L. in forest and field crops during summer. *Mamm. Biol.* 74, 145–152.
- Kodera, Y., T. Nagatsuma, S. Sawada, S. Fujihara, and H. Kanamori, 2010: How does spreading maize on fields influence behavior of wild boars (*Sus scrofa*)? *Honyurui Kagaku Mamm. Sci.* 50, 137–144.
- Korennoy, F. I., V. M. Gulenkin, J. B. Malone, C. N. Mores, S. A. Dudnikov, and M. A. Stevenson, 2014: Spatio-temporal modeling of the African swine fever epidemic in the Russian Federation, 2007–2012. *Spat. Spatiotemporal Epidemiol.* 11, 135–141.

- Long, J. L., 2003: Introduced Mammals of the World: Their History Distribution and Influence. CSIRO Publishers, Collingwood.
- Markina-Lamonja, F. A., 1998: Estudio de las poblaciones de corzo (*Capreolus capreolus* L.) y jabalí (*Sus scrofa* L.) y análisis de su explotación cinegética en el territorio histórico de Álava. PhD thesis, University of León, Spain.
- Markina-Lamonja, F. A., and I. Telletxea, 2007: Ecología y territorialidad del jabalí en Álava. *Revista de la Asociación de Cotos de Caza de Álava*. 14, 54–61.
- Markov, N. I., N. D. Neifeld, and L. L. McDonald, 2005: Analysis of wild boar (*Sus scrofa* L., 1758) distribution in Northeast of European Russia: a quantitative approach. *Russ. J. Theriol.* 4, 115–122.
- Massei, G., J. Kindberg, A. Licoppe, D. Gačić, N. Šprem, J. Kamler, E. Baubet, U. Hohmann, A. Monaco, J. Ozoliņš, and S. Cellina, 2015: Wild boar populations up, numbers of hunters down? A review of trends and implications for Europe. *Pest Manag. Sci.* 71, 492–500.
- Massolo, A., R. Mazzoni della Stella, and A. Meriggi, 2007: Zoning and wild boar management: a multi-criteria approach to planning. *Hystrix* 18, 57–68.
- Melis, C. L., P. Szafranska, B. Jedrzejewska, and K. Barton, 2006: Biogeographical variation in the population density of wild boar (*Sus scrofa*) in western Eurasia. *J. Biogeogr.* 33, 803–811.
- Meng, X. J., D. S. Lindsay, and N. Sriranganathan, 2009: Wild boars as sources for infectious diseases in livestock and humans. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 364, 2697–2707.
- Mitchel-Jones, A. J., G. Amori, W. Bogdanowicz, B. Krystufek, P. J. H. Reijnders, F. Spitzenberger, M. Stubbe, J. B. M. Thisen, V. Vohralik, and J. Zima, 1999: The Atlas of European Mammals & EMMA Dataset. London: Poyser. Available at: <http://www.european-mammals.org> (accessed 5 October 2013).
- Morand, S., S. Jittapalpong, Y. Suputtamongkol, M. T. Abdullah, and T. B. Huan, 2014: Infectious diseases and their outbreaks in Asia-Pacific: biodiversity and its regulation loss matter. *PLoS ONE* 9, e90032.
- Morelle, K., and P. Lejeune, 2015: Seasonal variations of wild boar *Sus scrofa* distribution in agricultural landscapes: a species distribution modelling approach. *Eur. J. Wildl. Res.* 61, 45–56.
- Oganesyan, A. S., O. N. Petrova, F. I. Korennoy, N. S. Bardina, A. E. Gogin, and S. A. Dudnikov, 2013: African swine fever in the Russian Federation: spatio-temporal analysis and epidemiological overview. *Virus Res.* 173, 204–211.
- OIE, World Organisation for Animal Health, 2016. WAHID (World Animal Health Information System). Available at: http://www.oie.int/wahis_2/public/wahid.php/Diseaseinformation/reportarchive (accessed 31 January 2016).
- Oliver, W., and K. Leus, 2008: *Sus scrofa*. In: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Vers. 2012.2. Available at: www.iucnredlist.org (accessed 3 September 2013).
- Oļševskis, E., V. Guberti, M. Seržants, J. Westergaard, C. Gallardo, I. Rodze, and K. Depner, 2016: African swine fever virus introduction into the EU in 2014: experience of Latvia. *Res. Vet. Sci.* 105, 28–30.
- Olson, D. M., E. Dinerstein, E. D. Wikramanayake, N. D. Burgess, G. V. Powell, E. C. Underwood, J. A. D'Amico, I. Itoua, H. E. Strand, J. C. Morrison, and C. J. Loucks, 2001: Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on Earth. *Bioscience* 51, 933–938.
- Palomo, L. J., J. Gisbert, and J. C. Blanco, 2007: Atlas y Libro Rojo de los Mamíferos Terrestres de España. Dirección General para la Biodiversidad. Madrid, SECEM-SECEMU. 588 pp.
- Pereira, H. M., and H. D. Cooper, 2006: Towards the global monitoring of biodiversity change. *Trends Ecol. Evol.* 21, 123–129.
- Podgórski, T., G. Bas, B. Jedrzejewska, L. Sönnichsen, S. Śnieżko, W. Jedrzejewski, and H. Okarma, 2013: Spatiotemporal behavioral plasticity of wild boar (*Sus scrofa*) under contrasting conditions of human pressure: primeval forest and metropolitan area. *J. Mammal.* 94, 109–119.
- Prévot, C., M. Heymans, S. Cahill, J. Casar, and A. Licoppe, 2012: Wild boar (*Sus scrofa*) in peri-urban areas: preliminary results of a survey. In: Book of 9th International Symposium on Wild Boar and other Suids, p. 53, Hannover, Germany.
- Rondinini, C., M. Di Marco, F. Chiozza, G. Santulli, D. Baisero, P. Visconti, M. Hoffmann, J. Schipper, S. N. Stuart, M. F. Tognelli, and G. Amori, 2011: Global habitat suitability models of terrestrial mammals. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 366, 2633–2641.
- Russo, L., G. Massei, and P. V. Genov, 1997: Daily home range and activity of wild boar in a Mediterranean area free from hunting. *Ethol. Ecol. Evol.* 9, 287–294.
- Saito, M., F. Koike, H. Momose, T. Mihira, S. Uematsu, T. Ohtani, and K. Sekiyama, 2012: Forecasting the range expansion of a recolonising wild boar *Sus scrofa* population. *Wildlife Biol.* 18, 383–392.
- Saito, M., H. Momose, and T. Mihira, 2011: Both environmental factors and countermeasures affect wild boar damage to rice paddies in Boso Peninsula, Japan. *Crop Prot.* 30, 1048–1054.
- Sánchez-Vizcaíno, J. M., L. Mur, and B. Martínez-López, 2012: African swine fever: an epidemiological update. *Transbound. Emerg. Dis.* 59, 27–35.
- Schley, L., and T. J. Roper, 2003: Diet of wild boar *Sus scrofa* in Western Europe, with particular reference to consumption of agricultural crops. *Mammal Rev.* 33, 43–56.
- Servanty, S., J. M. Gaillard, F. Ronchi, S. Focardi, E. Baubet, and O. Gimenez, 2011: Influence of harvesting pressure on demographic tactics: implications for wildlife management. *J. Appl. Ecol.* 48, 835–843.
- Sodeikat, G., and K. Pohlmeier, 2003: Escape movements of family groups of wild boar *Sus scrofa* influenced by drive hunts in Lower Saxony, Germany. *Wildl. Biol.* 9, 43–49.
- SRINRIVV (State Research Institution National Research Institute for Veterinary Virology) and Microbiology of Russia of the Russian Academy of Agricultural Science, 2015. Outbreaks and official surveillance plans, Government databases.

- Silvy, N. J., 2012: The Wildlife Techniques Manual: Volume 1: Research. Volume 2: Management 2-vol. Set (Vol. 1). JHU Press, Baltimore, MD.
- Spitz, F., 1999: *Sus scrofa* Linnaeus, 1758. In Mitchell-Jones, A. J., G. Amori, W. Bogdanowicz, B. Krystufek, P. J. H. Reijnders, F. Spitzenberger, M. Stubbe, J. B. M. Thissen, V. Vohralik, and J. Zima (eds.), The Atlas of European Mammals, pp. 380–381. Poyser, London.
- The Global Biodiversity Information Facility (GBIF), 2015. Available at: <http://www.gbif.org/> (accessed 18 February 2015).
- Thoen, C. O., J. H. Steele, and J. B. Kaneene (eds), 2014: Zoonotic Tuberculosis: *Mycobacterium bovis* and Other Pathogenic Mycobacteria. Wiley-Blackwell Publishing, Ames, IA.
- Thurfjell, H., J. P. Ball, P. A. Åhlén, P. Kornacher, H. Dettki, and K. Sjöberg, 2009: Habitat use and spatial patterns of wild boar *Sus scrofa* (L.): agricultural fields and edges. *Eur. J. Wildl. Res.* 55, 517–523.
- Toïgo, C., S. Servanty, J. M. Gaillard, S. Brandt, and E. Baubet, 2008: Disentangling natural from hunting mortality in an intensively hunted wild boar population. *J. Wildl. Manage.* 72, 1532–1539.
- Truvé, J., and J. Lemel, 2003: Timing and distance of natal dispersal for wild boar *Sus scrofa* in Sweden. *Wildl. Biol.* 9, 51–57.
- Vergne, T., A. Gogin, and D. Pfeiffer, 2015: Statistical exploration of local transmission routes for African swine fever in pigs in the Russian Federation, 2007–2014. *Transbound. Emerg. Dis.* doi: 10.1111/tbed.12391.
- Welander, J., 2000: Spatial and temporal dynamics of wild boar (*Sus scrofa*) rooting in a mosaic landscape. *J. Zool.* 252, 263–271.
- Wilson, D. E., and D. M. Reeder, 2005: Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- Witkin, B. R., and J. W. Altschuld, 1995: Planning and Conducting Needs Assessment: A Practical Guide. Sage Publications Inc, Thousand Oaks, CA.
- WWF, 2006. World Wildlife Fund. 2006, WildFinder: Online database of species distributions. Available at: <http://www.worldwildlife.org/WildFinder> (accessed 7 October 2013).
- Zaberezhnyi, A. D., T. I. Aliper, T. A. Grebennikova, O. A. Verkhovskii, J. M. Sánchez-Vizcaino, L. Mur, E. A. Nepoklonov, and D. K. L'vov, 2012: African swine fever in Russian Federation. *Vopr. Virusol.* 57, 4–10.
- zu Dohna, H., D. E. Peck, B. K. Johnson, A. Reeves, and B. A. Schumaker, 2014: Wildlife-livestock interactions in a western rangeland setting: quantifying disease-relevant contacts. *Prev. Vet. Med.* 113, 447–456.

6) DISCUSIÓN

6) DISCUSIÓN

6.1. Aplicación de los modelos biológicos de hábitat idóneo y de calidad de hábitat del jabalí en la Sanidad Animal: el caso de la PPA

La ausencia de información homogénea y continua sobre la distribución y abundancia del jabalí en Europa ha supuesto un factor limitante en la lucha contra la última epizootia de PPA en Europa; enfermedad de gran relevancia y repercusión sanitario-económica para los países afectados. Debido a que jabalí está siendo el principal elemento transmisor de la PPA en la UE, toda la investigación e información que entrañe el conocimiento de esta especie va a ser determinante para implementar los planes de prevención, vigilancia y control de esta enfermedad. Esta epizootia ha ocasionado elevadas pérdidas económicas con más de 20,655 animales sacrificados. Desgraciadamente, a pesar del establecimiento de las medidas de zonificación de la UE sometidas a restricciones y a la vigilancia zoosanitaria intensificada en los países afectados (Decisión 2014/709/UE), no se ha logrado frenar el avance de la enfermedad; y continúa activa expandiéndose cada vez más por Estonia, Letonia, Lituania y Polonia, afectando tanto a jabalíes como a cerdos domésticos. Concretamente, el 23 de agosto de 2016 en Letonia se detectó un brote de PPA en cerdos domésticos y un caso en un jabalí en una zona que no estaba hasta ahora bajo medidas de control zoosanitarias; y en Polonia se han confirmado varios focos en cerdos domésticos localizados en un área incluida en la zona tampón de seguridad no considerada afectada (OIE, 2016).

Debido a la importancia de esta enfermedad, y al vacío de conocimiento en algunos aspectos de la epidemiología, durante los últimos años se han realizado numerosos esfuerzos para comprender el papel que juega jabalí en Europa. En la actualidad se ha demostrado que el jabalí en ausencia de cerdo doméstico es capaz de transmitir la enfermedad (Iglesias *et al.*, 2015); y que ha sido el principal responsable de la introducción del vPPA en la UE, debido al movimiento natural de jabalíes infectados a través de los corredores existentes entre Bielorrusia (zona endémica) y los países de la UE (Gallardo *et al.*, 2014). Se han desarrollado modelos predictivos de entrada de la enfermedad considerando todas las vías potenciales (Costard *et al.*, 2013, Mur *et al.*, 2012a, 2012b, 2014), incluyendo la de movimientos de jabalíes infectados, siendo capaz de predecir las incursiones del vPPA ocurridos en 2014 (de la Torre *et al.*, 2013). También se ha desarrollado un modelo de la transmisión y de la evolución de la PPA en poblaciones de jabalíes afectadas por la enfermedad, simulando la duración de las epidemias en escenarios con presencia y ausencia de medida de control (EFSA, 2015). Las teorías actuales sugieren que el jabalí no parece jugar el mismo papel en la difusión de PPA en las diferentes regiones de Europa oriental. Por un lado, en las zonas endémicas, como la Federación Rusa, Bielorrusia, Ucrania y la región del Cáucaso (Gogin *et al.*, 2013), el jabalí parece desempeñar un papel secundario frente al cerdo doméstico en la transmisión de la enfermedad (Vergne *et al.*, 2015). Por otro lado, en la región oriental de la UE afectada por la enfermedad (Lituania, Polonia, Letonia y Estonia), los datos parecen indicar que el jabalí es el hospedador de la PPA con un papel principal. Hasta la fecha más de 95% de los casos de PPA en la UE han sido reportados en jabalíes (OIE, 2016).

Sin embargo, a pesar de estos avances, hasta la fecha no existía ningún modelo que permitiera predecir la distribución y densidad del jabalí en Eurasia, desconociendo con precisión su ubicación. Esto ha limitado enormemente el análisis de la transmisión del vPPA en poblaciones de jabalíes, el estudio del mantenimiento del virus dentro de las poblaciones silvestres, así como la identificación de la interfaz fauna doméstico-silvestre. Por tanto, disponer de un mapa del jabalí que proporcionara información uniforme para toda Eurasia sería una ventaja operativa no sólo para alimentar los modelos y estudios epidemiológicos y así aumentar su fiabilidad, sino también para apoyar la toma de decisiones en políticas sanitarias en la lucha frente a la PPA. Como en el caso de los planes de regionalización de la UE en las zona afectadas (Lituania, Letonia, Polonia y Estonia) (Commission Implementation Decision 2016/180/EU, last update 29/08/2016), o para su aplicación en las políticas de despoblaciones de jabalíes, como medida de lucha para reducir su densidad e intentar evitar la difusión de la enfermedad en sus poblaciones. Por ejemplo, el incremento de la caza en jabalíes de Rusia y Ucrania como medida de control, o recientemente en el Este de Lituania o en el noreste de Polonia (región de Podlasie) donde se abatieron más de 9.500 jabalíes durante 2014 hasta enero de 2015 (MAGRAMA, 2015), reduciendo un 65% la población inicial. No obstante, en base a los datos disponibles en la actualidad sobre la difusión del vPPA en las poblaciones de jabalí en Eurasia, lo que sí se sabe es que entre la densidad y la distribución de la especie, es más importante la distribución de los hábitats ya que hasta el momento no se ha podido correlacionar la densidad de jabalí con la frecuencia de aparición de la enfermedad (EFSA, 2015). Por tanto, todos nuestros esfuerzos han ido encaminados a cubrir ese hueco, siendo uno de los principales objetivos abordados en esta tesis.

En la presente tesis se ha desarrollado a nivel nacional un modelo determinístico (objetivo 1.1), en el que se estimó el hábitat idóneo y densidad del jabalí y un modelo probabilístico (objetivo 1.2), en el que se obtuvo la probabilidad de ocurrencia del jabalí para España. Tanto el modelo determinístico como el probabilístico mostraron una buena relación con la presencia constatada del jabalí (Palomo *et al.*, 2007) – única información disponible a nivel nacional hasta la fecha – ocupando casi todos los hábitats disponibles en España. Espacialmente, entre ambos modelos se observó una relación no sólo en los patrones de distribución de la especie, sino también entre las máximas densidades y las máximas probabilidades de ocurrencia del jabalí en España. La explicación de esta relación se debe a que los pisos bioclimáticos de vegetación (utilizados en el modelo determinístico a través de los usos del suelo) dependen principalmente de los gradientes de recursos (nutrientes, agua, luz), de los gradientes directos (temperatura) y de los gradientes indirectos (pendiente, orientación, elevación) (utilizados en el modelo probabilístico) que determinan el flujo de energía en el ecosistema y controlan los patrones de distribución de la vegetación (Woodward, 1987, Huntley *et al.*, 1995, Neilson, 1995). Desde un punto de vista de la biología del jabalí, la relación en la predicción entre ambos modelos se debe a que este ungulado depende directamente de la disponibilidad de refugio y/o alimento que les proporciona el tipo y estructura de la vegetación (Markina-Lamonja, 1998); como otros autores han puesto en relación la abundancia de ungulados herbívoros con la disponibilidad de la vegetación y con las variables climáticas que proporcionan una medida indirecta (McNaughton *et al.*, 1989, Rondinini *et al.*, 2011). Por tanto, la cobertura vegetal, más que cualquier otro factor, es la

variable de mayor influencia tanto para su distribución (Markina-Lamonja, 1998) como factor limitante para su propagación (Herrero *et al.*, 2006).

Los mejores pronósticos de la probabilidad de ocurrencia de jabalíes en España se relacionaron con el conjunto de gradientes ambientales que condicionan la existencia de los diferentes tipos de vegetación; y además se encuentran en concordancia con lo descrito previamente por otros autores sobre los hábitats que ocupa esta especie (Saenz de Buruaga *et al.*, 1991, Abaigar *et al.*, 1994, Fernández-Llario *et al.*, 1996, 2003, Oliver y Leus, 2008, Araújo *et al.*, 2011a,b). Estos autores destacan como rangos óptimos para la presencia del jabalí una temperatura entre -14,8 a 36,3°C, las precipitaciones anuales entre los 214 a 1.949 milímetros, y una altitud desde el nivel del mar hasta los 2.400 metros. Estos rangos muestran una gran compatibilidad con los resultados obtenidos en el modelo probabilístico de la idoneidad de hábitat del jabalí, que se asociaron con la precipitación anual (rango entre 200 a 1.800 milímetros), con la temperatura mínima del mes más frío (rango entre -10 a 10°C), con la temperatura máxima del mes más cálido (rango entre 10 a 40°C), complementado por otros factores como la pendiente del terreno (de 0 a 9°), la amplitud de la radiación solar (de 5 a 6.8 vatios por metro cuadrado por día), la diversidad topográfica del terreno y la estructura de la vegetación. Por tanto, la cobertura vegetal relacionada con la ecología de la especie, que, como se ha demostrado depende de determinados gradientes y condiciones ambientales, puede ser considerada como un factor categórico para la distribución del jabalí.

Durante el desarrollo de esta tesis, a nivel nacional se ha publicado otro mapa de la abundancia del jabalí basado en datos de cotos de caza en España (Acevedo *et al.*, 2014), en lugar de utilizar las bolsas de caza a nivel provincial. Se observó que las máximas abundancias estaban relacionadas con las máximas densidades obtenidas en el modelo determinístico (objetivo 1.1). Ambos mapas se basan en los datos de caza como índice poblacional de la abundancia de jabalíes, como han sugerido muchos otros autores en países europeos (Spitz *et al.*, 1984, Spitz y Vallet 1991, Lancia *et al.*, 1994) y en España (Sáez-Royuela y Tellería 1988, Abaigar 1990, Garzón 1991), a pesar que las estadísticas oficiales de caza en España son incompletas y de precisión cuestionable (Martínez-Jaúregui *et al.*, 2011); como también ocurre en muchos otros países Europeos (Massei *et al.*, 2015). Dado que la disponibilidad de datos de caza a nivel europeo es más factible obtenerla a nivel provincial que a nivel de coto de caza, a la hora de escalar estos modelos a otras regiones, el abordaje determinístico podría posibilitar su desarrollo.

Sin embargo, aplicar las bolsas de caza para desarrollar un modelo a una escala supranacional no es posible debido a las limitaciones que presentan los datos de caza a nivel Europeo. En concordancia con lo descrito previamente por otros autores, la fiabilidad y limitaciones de las bolsas de caza como índice de abundancia de la población ha sido criticado y debatido a menudo (Apollonio *et al.*, 2010, Imperio *et al.*, 2010, Sarasa y Sarasa, 2013, Morelle, 2015), especialmente cuando se desarrollan modelos a escala supranacional. Además, si el propósito es comparar las estimaciones de abundancias o densidades basadas en los datos de caza, hasta la fecha no existe la posibilidad de analizar los esfuerzos de caza entre los distintos países Europeos para tener en cuenta el sesgo de los datos y, de ese modo poder corregirlos.

Esta limitación y poca fiabilidad se debe a la falta de datos de caza mínimamente homogéneos o normalizados entre países, ya que no utilizan las mismas series temporales y están condicionados por diferentes esfuerzos caza. Como por ejemplo, factores como el número de cazadores y de perros, las distancias que cubren, la zona de caza, el periodo y el número de días de caza (Brøseth y Pedersen, 2000) o los métodos de caza específicos de cada país (Martínez- Jaúregui *et al.*, 2011, Sarasa y Sarasa, 2013) pueden afectar a la dinámica poblacional del jabalí (Cleveland, 2012). Estos hechos pueden variar la presión y efectividad de caza (Toïgo *et al.*, 2008, Servanty *et al.*, 2011) y por tanto no siempre reflejan con exactitud el número real de animales (Massei *et al.*, 2015).

Otro posible abordaje para obtener la distribución y abundancia del jabalí en ausencia de datos homogéneos de caza es desarrollar un modelo probabilístico para Eurasia por medio de datos de presencia de la especie, como el desarrollado en el objetivo 2.1; con la ventaja que para su estimación no se necesitan los actuales datos heterogéneos de caza. España es uno de los países europeos con mayor variabilidad y heterogeneidad en altitud, temperatura y tipos de cobertura vegetal, abarcando las tres principales regiones biogeográficas de Europa (Mediterránea, Atlántica y Alpina). Además, los rangos ambientales óptimos para el jabalí obtenidos en el modelo probabilístico en España, también se han registrados en otros países Europeos (Jędrzejewska *et al.*, 1997, Markov, 1997, Mitchell-Jones *et al.*, 1999, Jędrzejewska y Jędrzejewski, 1998, 2005, Melis *et al.*, 2006, Oliver y Leus, 2008) y es por ello que puede ser un ejemplo representativo para la extrapolación a Eurasia. Aunque hay que tener presente que para obtener un resultado óptimo, es básico disponer de datos de buena calidad y con un esfuerzo de muestreo estandarizado también para los registros de presencia (Lobo, 2008). Sin embargo, desgraciadamente tampoco existe una calidad en registros de presencia del jabalí actualmente en Europa suficiente como para poder desarrollar el modelo a escala euroasiática. Sólo a través de la homogeneización y estandarización tanto de los datos de caza como los datos de presencias, e ir generando información de mayor calidad para alimentar estos modelos (por ejemplo, a través de nuevas técnicas de monitoreo de las poblaciones silvestres) será posible desarrollar una aproximación con fiabilidad para predecir la distribución, la abundancia y la densidad del jabalí en Eurasia. Por lo tanto, ante la imposibilidad de escalar a Eurasia tanto el modelo determinístico, al descartar las bolsas de caza como índice poblacional (debido a la falta de datos mínimamente homogéneos o normalizados entre países), como el modelo probabilístico (debido al sesgo y la baja precisión de los registros de presencia del jabalí), para evitar una sobre o infraestimación del resultado en el escalado a la UE y Eurasia, se seleccionó el modelo determinístico basado exclusivamente en la cobertura vegetal estandarizada del jabalí como índice de la idoneidad y calidad del hábitat de la especie.

Aunque a nivel europeo, no existía ningún mapa disponible de distribución y densidad del jabalí, bajo el proyecto europeo ASFORCE (<http://asforce.org>), la FAO también modelizó la densidad del jabalí en la UE y en algunos países del Este Europa utilizando las bolsas de caza de cada país (disponible en EFSA, 2015); que como hemos comentado anteriormente presentan una incertidumbre elevada asociada a las diferencias que existen en la recolección de los datos de caza. Por el contrario, nuestro modelo (mapa desarrollado en el objetivo 1.4) estima la calidad de los hábitats disponibles en Eurasia basado en la cobertura vegetal estandarizada de la especie, ofreciendo una información homogénea entre países; evitando de esta manera

incluir en la estimación el sesgo de las bolsas de caza cuando se utilizan como índice poblacional (Toïgo et al., 2008, Servanty et al., 2011, Cleveland, 2012, Sarasa y Sarasa, 2013, Massei et al., 2015). Dado que nuestro mapa habla de calidad del hábitat y el de la FAO de densidades del jabalí, no son directamente comparables. Sin embargo, con el fin de apoyar la interpretación de la situación epidemiológica de las áreas afectadas por la enfermedad se superpusieron en ambos mapas las notificaciones de PPA en jabalíes (2007-2015). Los resultados del mapa de la FAO se asociaron a una baja densidad, correspondiendo el 71% de las notificaciones a densidades menores de 0,4 jabalíes/km² (considerada una densidad baja en el contexto europeo). Hecha la salvedad de la dificultad en la comparación, lo que sí podemos afirmar es que los resultados de nuestro mapa mostraron que el 71% de las notificaciones se asociaron a hábitats de mayor calidad para el jabalí, representados en el mapa euroasiático por la QAH 2 y caracterizados por los bosques de frondosas (caducifolios de hoja ancha) y bosques mixtos de frondosas y coníferas (de hoja acicular).

Actualmente, el factor de riesgo más importante para la difusión del vPPA en la UE es la población de jabalíes, aunque hasta el momento, no se ha observado ninguna correlación entre una alta densidad de jabalí en el área afectada por la enfermedad y los casos notificados de PPA (EFSA, 2015). Sin embargo, el tipo de hábitat sí se ha relacionado con la mayoría de los casos de PPA ocurridos en las poblaciones de jabalí hasta la fecha. Los hábitats naturales de mayor calidad para el jabalí, representados en el mapa euroasiático por la QAH 2 se asociaron con el 71 % de los casos de PPA en jabalíes, y es donde actualmente se están produciendo la mayor frecuencia de notificaciones en Europa (OIE, 2016). Este tipo de hábitat, asociado a un determinado paisaje, como los bosques de frondosas de hoja ancha caducifolios (conformados por robles, arces, hayas y olmos) y bosques mixtos de frondosas caducifolias y coníferas de hoja acicular perennes (conformados por caducifolios como el haya, carpe y abedul y coníferas como el abeto, la píceas y el pino), podría ayudar a trazar los movimientos de la especie, a entender mejor la difusión del vPPA en la población de jabalíes y a diseñar muestreos focalizados para la detección temprana de la enfermedad.

En este trabajo, se han combinado los modelos de distribución del jabalí realizados en el primer objetivo de la tesis con estudios de vigilancia sanitaria veterinaria basados en análisis de riesgos (Costard *et al.*, 2013), demostrando que el enfoque biológico ha sido muy exitoso para el estudio del riesgo de introducción y difusión de la PPA en la UE a partir del movimiento de jabalíes.

Como hemos comentado al inicio de esta discusión, en Europa, existen dos escenarios epidemiológicos distintos. Uno se localiza en el Este de Europa (Federación Rusa, Bielorrusia, Ucrania y la región del Cáucaso), donde se considera endémica la enfermedad (Gogin *et al.*, 2013) y el jabalí parece desempeñar un papel secundario en la transmisión de la PPA (Vergne et al., 2015). Aunque no hay que desestimar el hecho de que el jabalí puede transmitir el virus, incluso en ausencia de cerdo doméstico (Iglesias *et al.*, 2015), lo que implica que puede mantener la infectividad y la circulación del virus entre los jabalíes y los cerdos de traspaso en estas zonas. El otro escenario epidemiológico, localizado en los países del noreste de la UE (Estonia, Letonia, Lituania y Polonia), a diferencia de las zonas endémicas, el jabalí es el factor clave en la difusión de la PPA, pues se asocia tanto a las múltiples introducciones de PPA en la UE desde las zonas endémicas, como en la dispersión local dentro de los países comunitarios.

En el objetivo 2 de la presente tesis (donde se aplican los distintos modelos de jabalí), se abordan ambos escenarios epidemiológicos. En el caso de la UE para evaluar el riesgo de introducción de la PPA desde el escenario endémico a través de jabalíes infectados; y en el caso de Europa para identificar, en la interfaz cerdo-jabalí, escenarios de riesgo de transmisión de la PPA.

Como se refleja en los estudio aplicativo del objetivo 2.1, se ha podido evaluar, tanto en 2013 como en 2015, el riesgo de introducción del vPPA en países libres de la UE a través del jabalí. El análisis de riesgo obtenido en 2013, resultó desgraciadamente validado por la introducción del vPPA en la UE en 2014, al producirse las notificaciones de la enfermedad en los países con mayor riesgo estimado de entrada. Por tanto, el análisis de riesgo semicuantitativo ha demostrado ser de gran utilidad al identificar o predecir correctamente el riesgo de entrada de PPA en países libres, dado que de los 4 países identificando con mayor riesgo (Finlandia, Estonia, Letonia, Lituania y Polonia), la enfermedad ha entrado en 3 de ellos (Estonia, Letonia, Lituania y Polonia), justamente los países más cercanos a áreas con mayor frecuencia de notificaciones en países afectados por la enfermedad.

El análisis de riesgo semicuantitativo de acuerdo con la situación epidemiológica actual identifica el riesgo de introducción de la PPA en Finlandia, pero fundamentalmente en el sureste de la UE, concretamente en Eslovaquia, Rumania, Republica Checa y Alemania. El riesgo de entrada en estos países comunitarios está asociado, por un lado, al avance geográfico de la enfermedad a través de las metapoblaciones de jabalíes y el contacto e infección con otras subpoblaciones en la zona de la frontera. Y por otro lado, al avance de la enfermedad a través de la transmisión de cerdo doméstico a las subpoblaciones de jabalíes desde las zonas no comunitarias de la UE. Los últimos brotes de PPA ocurridos tras la realización del análisis, indican que no hay un avance geográfico significativo de la enfermedad, hacia el sur, dentro de la UE. Sin embargo, si existe una gran progresión de la enfermedad a través de países vecinos no comunitarios por brotes en cerdo doméstico en la zona fronteriza de Bielorrusia, Ucrania y Moldavia ocurridos durante los meses de verano de 2016 (OIE, 2016), aumentando la probabilidad de forma significativa de un posible contagio al jabalí en la zona de interfaz y la posterior entrada a países de la UE, hasta ahora libres de la enfermedad. Por lo tanto, las autoridades de Sanidad Animal de estos países deberían advertir tanto a los cazadores de jabalíes como a los criadores de cerdos del elevado riesgo existente, e incrementar y focalizar las actuaciones para detectar rápidamente la enfermedad e intentar controlarla en el caso que se produjera la introducción. Además, hay que sumar que en Ucrania las notificaciones de PPA se considera que están subestimadas (EFSA, 2014) debido a la compleja situación política que lleva atravesando el país estos últimos años.

Por otra parte, en el segundo estudio aplicativo (objetivo 2.2) se identificaron los escenarios de riesgo de transmisión de la PPA en la interfaz cerdo-jabalí para ayudar a evaluar la situación epidemiológica, tanto en la UE como en los países del Este de Europa. En general, las implicaciones para la gestión de la PPA son diferentes en áreas endémicas y en la UE, necesitándose un enfoque particular en escenarios QAH para garantizar la intervención preventiva, la detección temprana de la enfermedad y la respuesta rápida.

En el escenario epidemiológico del Este de la UE el 95% de los casos de PPA se han reportado en jabalíes y tan sólo un 5% de brotes en cerdos domésticos. Además, la mayor frecuencia de notificaciones de PPA reportadas en jabalíes se han asociado a las áreas de nivel QAH 2, en su mayoría paisajes naturales constituidos por bosques de frondosas caducifolios de hoja ancha (robles, arces, hayas y olmos) y bosques mixtos de frondosas de hoja caducas y coníferas de hoja acicular perennes (caducifolios como el haya, carpe y abedul y coníferas como el abeto, la píceas y el pino). Por tanto, se deben considerar las áreas clave en las que la PPA persiste entre las poblaciones de jabalí, siendo muy recomendable la puesta en práctica de estrategias de intervención destinadas a controlar la PPA en las poblaciones de jabalíes, así como una estrecha vigilancia de las granjas de cerdos domésticos y evitar ubicar nuevas granjas en estas áreas.

En el escenario endémico del Este de Europa, el 40% de las notificaciones de PPA se produjeron en jabalíes y un 60% en cerdos doméstico (en granjas de baja bioseguridad), todos ellos asociados a áreas de nivel QAH 1.75 y 1, representados por paisajes agrícolas (zonas de mosaicos agroforestales y de monocultivos). Estas áreas, son zonas que ofrecen al jabalí, especie de tendencia oportunista (Herrero *et al.*, 2006, Keuling *et al.*, 2009, Ballari y Barrios-García, 2014), la posibilidad de explotar recursos heterogéneos en el espacio y/o tiempo (Schley y Roper, 2003, Thurfjell *et al.*, 2009, Hafeez *et al.*, 2011) forrajeando cantidades sustanciales de proteína de cultivos como el maíz, el trigo, la cebada, la colza y semillas de girasol (Caley, 1993). Por tanto se deben considerar las áreas clave donde se produce la transmisión bidireccional de la PPA entre cerdos y jabalíes; sobre todo en regiones con alta densidad de sistemas de traspaso que suelen concentrarse en estas áreas. Es muy importante actuar en estas áreas de interfaz para intentar minimizar al máximo los posibles contactos directos e indirectos y evitar la transmisión de la PPA entre ambos suidos. En estas áreas sería muy recomendable un diagnóstico precoz en los cerdos domésticos y un monitoreo continuo en poblaciones de jabalíes, mejorando tanto la bioseguridad de las granjas de cerdos como la gestión de la caza en los jabalíes. Por otra parte, la alimentación de los cerdos domésticos con cultivos frescos contaminados por el vPPA se ha propuesto como una ruta de transmisión de la enfermedad (EFSA, 2015, Oļševskis *et al.*, 2016). Por lo tanto, en los paisajes agrícolas, principalmente en las áreas de monocultivos cercanas al borde de los bosques (QAH 1), donde el jabalí tiende a alimentarse (Thurfjell *et al.*, 2009), se recomienda encarecidamente la prohibición del uso de la hierba fresca o cultivos para alimentar a los cerdos domésticos, ya que estas fuentes de alimentos pueden ser contaminados por jabalíes infectados.

Por otro lado, estos resultados nos han sugerido que el mapa de la calidad de los hábitats disponibles para el jabalí en Eurasia además podría servir para identificar posibles rutas o movimientos estacionales entre las distintas poblaciones de jabalíes en las fronteras internacionales. Por tanto, la identificación entre países de las rutas potenciales de introducción o difusión de la PPA a través de corredores de vegetación de máxima calidad para el jabalí podría ayudar a la gestión de la PPA y de otras enfermedades compartidas entre ambos suidos y, poder focalizar y anticipar las estrategias de prevención antes de su aparición. En este sentido el estudio de la conectividad ecológica del paisaje sería muy útil por la información que podría ofrecer a la Sanidad Animal. Esta información adicional la conforman tanto la fragmentación del hábitat como la conectividad del paisaje basada en la capacidad de dispersión del jabalí. Existen muchos abordajes para calcular la conectividad del paisaje,

aunque habría que destacar la aportación en este campo realizada por Saura y Pascual-Hortal (2007). Este método combina la composición y configuración espacial del paisaje y la capacidad de dispersión de la especie para calcular la probabilidad de conectividad entre los parches de hábitat. Por tanto, la conectividad del paisaje debería introducirse en la investigación de la PPA pues podría ayudar a conocer y detectar peligros potenciales para las explotaciones de cerdo doméstico e implementar medidas preventivas para reducir los riesgos asociados. Además, otras metodologías que estudian y evalúan la matriz del paisaje podrían permitir conocer las rutas más probables de dispersión (McRae *et al.*, 2008) o de mínimo coste entre parches de hábitats o territorios en los que las poblaciones de jabalíes infectadas pudieran difundir la enfermedad a otras poblaciones sanas.

Las aplicaciones de los modelos de distribución de especies (MDE) para análisis de riesgos de la enfermedad a gran escala geográfica tienen un futuro prometedor para la epidemiología veterinaria, sobre todo con la generación y el refinamiento de nuevos datos ecológicos de la especie y la combinación y el enriquecimiento de los MDE actuales con información adicional. Una de las perspectivas futuras, gracias a las iniciativas que se están llevando a cabo tanto a nivel mundial como en la UE, es mejorar la calidad, la fiabilidad y la cantidad de los datos ecológicos del jabalí. La homogeneización y los estándares en los metadatos relacionados con el jabalí permitirá disponer a corto-medio plazo de una información de gran calidad para el desarrollo de un MDE para Eurasia, utilizando el abordaje metodológico del modelo probabilístico realizado en España.

6.2. Limitaciones, incertidumbres y futuras mejoras en el desarrollo y evaluación de modelos de distribución del jabalí

Cabe destacar que aún hoy, en 2016, existen retos y problemas que siguen vigentes en la informática de la biodiversidad (Soberón y Peterson, 2004) los cuales pueden limitar tanto la evolución de los MDE como la trayectoria ascendente de la disciplina. La limitación más importante está relacionada con la calidad y fiabilidad de los datos biológicos, que son los que permiten comprobar las hipótesis ecológicas fundamentales para el desarrollo de simulaciones y modelos predictivos (Hale y Hollister, 2009). Dentro del contexto actual de miles de gigabytes de información, el análisis de su calidad es esencial, pues ésta va a afectar significativamente al resultado de la modelización. Según Benito de Pando (2009), tras desarrollar y aplicar satisfactoriamente diferentes modelos para analizar los efectos de los cambios globales sobre la distribución de los organismos, llega a la conclusión de que actualmente hay más limitaciones en los datos ecológicos disponibles para calibrar los modelos de distribución que las posibilidades que ofrecen la ciencia y la tecnología para perfeccionarlos. Por ejemplo, la ausencia o mala georreferenciación en los datos de la presencia de la especie, registros básicos para realizar estos modelos, suelen tener sesgos significativos en el tiempo y en el espacio, debido al diferente esfuerzo de muestreo en su recolección (Lobo, 2000) pudiendo comprometer el resultado final del modelado. No obstante, la información que ofrecen los herbarios, museos de historia natural o inventarios faunísticos permiten obtener resultados fiables estadísticamente, pero no hay que olvidar que a la hora de trabajar con estos datos la comprobación de calidad y fiabilidad en su georreferenciación e identificación taxonómica o el

tamaño mínimo de muestra necesario, entre otros, son imprescindibles para cualquier trabajo de modelado ecológico. Por tanto, aunque se disponen de gran cantidad de metodologías para el desarrollo de MDE, se sigue teniendo el problema de la ausencia o mala calidad de la información ecológica de las especies; problemas que también se han tenido en los desarrollos de los modelos de distribución del jabalí.

Sin embargo, el panorama presente con respecto a la ausencia de información demográfica y biológica detallada para el jabalí no es del todo desesperanzador. Actualmente, se está avanzando tanto en el diseño de la toma de muestras en los estudios de campo, como en el desarrollo de estándares comunes entre países para la recopilación y el procesamiento de los metadatos con la intención de homogeneizar el esfuerzo de muestreo (evitando el sesgo en el tiempo y en el espacio) y aumentar su fiabilidad. ¿Cómo recoger una muestra adecuada? ¿Qué estrategias son las más correctas? ¿Cuánto esfuerzo es necesario para ello? ¿Cómo varía la incertidumbre con el tamaño muestral? ¿Dónde y cuándo muestrear? Todos estos temas están siendo discutidos en la actualidad, y son esenciales para el trabajo científico. Estos estándares comunes facilitarán tanto el procesamiento automático de la información en red como el intercambio entre países e investigadores, que hoy día son elementos básicos para la evolución de los MDE. Son diferentes las iniciativas que están llevando a cabo esta tarea. Una es la desarrollada por La Asociación Europea de Enfermedades para la fauna silvestre (EWDA), definiendo los métodos más recomendados para la estimación de las poblaciones de jabalíes. Pero se destaca la necesidad de caracterizar los esfuerzos de caza para armonizar los datos con un costo mínimo y posibilitar las comparaciones a gran escala, actualmente único índice disponible en toda Europa de la abundancia relativa del jabalí (<https://sites.google.com/site/ewdaweb/site/species-cards-1>). Otra iniciativa que acaba de comenzar es el proyecto abierto promovido por instituciones de investigación europeas para el estudio de la ecología del movimiento del jabalí en sus diferentes hábitats y sus regímenes de gestión (similar a EURODEER, www.eurodeer.org). Gracias a esta iniciativa, se está desarrollando una base de datos para recopilar toda la información disponible en Europa sobre estudios de radiotracking del jabalí, y de esa forma poder usarla en diferentes estudios científicos. Además, paralelo a esta iniciativa, también se está recopilando información sobre el fototrampeo del jabalí en Europa, que permitirá estimar las densidades locales con mayor precisión que hasta ahora habían aportado las bolsas de caza. Otros esfuerzos son los que desarrolla La Infraestructura Mundial de Información de Biodiversidad (GBIF), organización intergubernamental en curso desde 2001 (<http://www.gbif.org/>). Su objetivo principal es la recopilación de registros de presencia de las especies de todo el mundo y dar acceso de manera libre y gratuita para apoyar la investigación científica, fomentar la conservación biológica y favorecer el desarrollo sostenible. Otra fuente de información es la base de datos del sistema mundial de información zoosanitaria (WAHIS Interface). Esta base de datos desde 1996 ofrece acceso libre a las notificaciones de las enfermedades de declaración obligatoria de la lista de la OIE. En muchas ocasiones estas notificaciones se asocia con la coordenada exacta del evento, siendo para el caso del jabalí una fuente de información valiosísima, no sólo bajo el punto de vista sanitario, sino también para su incorporación como registros de presencias. Otra iniciativa promovida desde 2012 por instituciones de investigación europeas ha sido la creación de una base de datos común sobre la vigilancia de la Peste porcina clásica en jabalíes, que incluye información sobre la geolocalización de los animales muestreados, y actualmente

también se está desarrollando para la PPA (<https://public.surv-wildboar.eu/Default.aspx>). Por tanto, el diseño de los estudios de campo del jabalí a través de estándares comunes entre países, facilitará en gran medida obtener a corto plazo una gran cantidad y calidad de datos ecológicos representativos para poder comprobar hipótesis ecológicas y desarrollar simulaciones, pronósticos (Hale y Hollister, 2009) y modelos predictivos a gran escala mucho más exactos, robustos y comparables entre distintos países.

Otra de las limitaciones está asociada a la falta de una metodología estándar que esté plenamente aceptada para evaluar estadísticamente los MDE (Araújo *et al.*, 2006). Aunque la selección del método de modelado más apropiado es también un trabajo complicado (Austin 2007), prueba de ello son las numerosas publicaciones de comparación de métodos a nivel específico (Guisan y Zimmermann, 2000, Guisan y Thuiller, 2005, Elith *et al.*, 2006, Pearson *et al.*, 2006, Elith y Leathwich, 2007), con resultados en muchos casos incompatibles (Austin, 2007). No existe un método que se pueda aplicar en todas las situaciones y objetivos que persigamos (Pearson *et al.*, 2006). Si el objetivo está relacionado con la conservación o los patrones espaciales a nivel comunidad, se deberían usar métodos relativamente transparentes en su formulación matemática que permitan una interpretación biológica y estadística de los resultados. En el caso del estudio del jabalí, no existen registros de ausencia reales de la especie, disponiendo sólo de registros de presencia, por tanto los métodos GARP o MaxEnt son los ideales para su desarrollo.

Las metodologías de evaluación de los MDE es un campo en desarrollo, en el que la discusión está abierta (Fielding y Bell, 1997, Anderson *et al.*, 2003, Segurado y Araújo, 2004, Ottaviani *et al.*, 2004, Elith *et al.*, 2006, Elith y Barry, 2006, Hirzel *et al.*, 2006). Aún no existe un consenso sobre cuál es la mejor técnica para cada tipo de modelo, aunque el área bajo la curva ROC, generalmente aplicada a modelos de presencia-ausencia, se perfila como una de las candidatas con mayor aceptación. Sin embargo, esta técnica también ha sido aplicada en modelos basados en presencias (Phillips *et al.*, 2006) y además se ha añadido otras que permiten una comparación estadística robusta entre modelos. También, la técnica de ensamblado de modelos es una reciente aproximación (Araujo y New, 2007, Marmion *et al.*, 2009) que al utilizarse disminuye las incertidumbres asociadas a los modelos de distribución, especialmente en relación a la validez estadística de los resultados. BIOMOD (Thuiller, 2009) es un software programado en el lenguaje estadístico *R* y es un ejemplo de ensamblaje de modelos que permite aplicar a la vez nueve técnicas de modelación. Muchos autores afirman que esta técnica tiene una mayor probabilidad de ofrecer buenos resultados que la aplicación de un único algoritmo (Benito de Pando, 2009), ofreciendo la posibilidad de estudiar la variabilidad del conjunto de modelos. En cuanto a los modelos desarrollados en esta tesis, el modelo probabilístico es el que cumpliría con estos criterios y sería un buen candidato para su desarrollo en Eurasia. Sin embargo, como ya hemos expuesto en el objetivo 1.3, la falta de datos precisos sobre las presencias de jabalí imposibilitó que el modelo probabilístico pudiera ser desarrollado para Eurasia, siendo el modelo determinístico el elegido. Pero una vez que se dispongan de mayor cantidad de datos de calidad sobre las presencias del jabalí y que cubran gran parte Europa, el modelo probabilístico debería de ser el candidato ideal.

La colaboración interdisciplinaria de distintas especialidades (botánicos, biólogos zoológicos, ecólogos, físicos, matemáticos, modeladores) es básica para el futuro del modelado

ecológico (Lobo, 2008), pues son ellos los que a través de su experiencia van a favorecer la obtención de datos fiables, contrastar los resultados finales (Peters y Trackway, 1998, Loisselle *et al.*, 2003, Johnson y Gillingham, 2005) y corregir la tendencia a la sobrepredicción de muchos de los MDE (Graham y Hijmans, 2006, Loisselle *et al.*, 2008). En la bibliografía podemos encontrar una serie de limitaciones asociadas a los MDE (Guisan y Zimmermann, 2000, Hampe, 2004, Guisan y Thuiller, 2005, Soberon y Peterson, 2005, Pearson *et al.*, 2006). Estas se debe principalmente a que los modelos actuales se basan exclusivamente en datos climáticos o ambientales sin tener en cuenta las relaciones bióticas con otras especies (Davis *et al.*, 1998, Fitzpatrick *et al.*, 2007), las limitaciones en la capacidad de dispersión de la especie (Svenning y Skov, 2004, Lester *et al.*, 2007), las barreras biogeográficas o factores históricos debidos a eventos geológicos, antropogénicos o climáticos sucedidos en el pasado (Guisan y Zimmermann, 2000, Svenning y Skov 2006). Algunas de estas limitaciones, que afectan al resultado final de los MDE restando significación biológica en su interpretación (Hirzel *et al.*, 2002), están siendo el objeto de investigaciones en la actualidad (Pearson y Dawson, 2004), con la finalidad de mejorar los métodos existentes o desarrollar otros nuevos. Por tanto, los MDE presentan cierto número de incertidumbres que pueden ir disminuyendo a medida que se añadan otros factores que afectan a su distribución (además de las variables ambientales) como la migración y la dinámica de las poblaciones, la competencia entre especies, o la fragmentación del hábitat y la conectividad del paisaje en función de la capacidad dispersiva de la especie.

7) CONCLUSIONES

7) CONCLUSIONES

1. Los modelos determinísticos y probabilístico desarrollados para predecir a nivel nacional y euroasiático la distribución del jabalí, han permitido obtener la idoneidad y la calidad del hábitat de esta especie con un alto grado de precisión, como indica su evaluación mediante los 22.326 registros de presencia de la especie y los 1.837 casos de PPA en jabalíes desde enero de 2007 hasta enero de 2016.
2. El modelo probabilístico ha permitido predecir la probabilidad de ocurrencia del jabalí en España con un alto grado de precisión y exactitud. Las seis variables ambientales predictivas más importantes asociadas a la idoneidad de hábitat fueron la precipitación anual (rango entre 200 a 1.800 milímetros), la temperatura mínima del mes más frío (rango entre -10 a 10°C), la temperatura máxima del mes más cálido (rango entre 10 a 40°C), la pendiente del terreno (rango entre 0 a 9°), la amplitud de la radiación solar (rango entre 5 a 6.8 vatios por metro cuadrado por día), la diversidad topográfica del terreno y la estructura de la vegetación.
3. El modelo probabilístico, si bien es una herramienta de gran utilidad para predecir la probabilidad de ocurrencia del jabalí en Eurasia, actualmente la falta de registros homogéneos y fiables de presencia de la especie no ha permitido su escalado a nivel supranacional.
4. La limitación y poca fiabilidad de las bolsas de caza del jabalí a nivel europeo ha imposibilitado su uso como índice de abundancia poblacional en el escalado del modelo determinístico.
5. El modelo determinístico basado en la cobertura vegetal como índice de idoneidad y calidad de hábitat del jabalí, ofrece una herramienta estándar y homogénea que ha permitido su escalado a la UE empleando CORINE a una escala de 1 hectárea de resolución y, por primera vez a Eurasia utilizando GLOBCOVER a una escala de 300 metros de resolución.
6. En la UE, la idoneidad del hábitat del jabalí ha demostrado ser el factor de riesgo más importante en la introducción de PPA en zonas libres. En la situación epidemiológica actual del Este de la UE, Rumania y Eslovaquia han sido identificados como los países con mayor riesgo de introducción del vPPA. En Rumanía la vía más probable de entrada se asocia a movimientos de jabalíes infectados desde Ucrania, zona endémica, mientras que en Eslovaquia, además de esta nueva vía de riesgo, también se asocia con el progreso potencial de la enfermedad a través de la UE.
7. De los siete niveles de calidad de hábitats disponibles para el jabalí en Eurasia, los niveles QAH 2, 1,75 y 1 deberían considerarse áreas geográficas claves en la gestión sanitaria de la PPA para la prevención, control, vigilancia y detección temprana de la enfermedad en los escenarios epidemiológicos actuales.
8. En el escenario epidemiológico del Este de la UE se ha observado que las áreas de nivel QAH 2, en su mayoría paisajes naturales (bosques de frondosas caducifolios de hoja ancha y bosques mixtos de frondosas y coníferas), se deben considerar las áreas clave en las que la

PPA persiste entre las poblaciones de jabalí, siendo muy recomendable una estrecha vigilancia de las granjas de cerdos domésticos que se localicen en esas áreas así como la puesta en práctica de estrategias de intervención destinadas a controlar la PPA en jabalíes.

9. En el escenario endémico del Este de Europa se ha observado que las áreas de nivel QAH 1,75 y 1, en su mayoría paisajes agrícolas (zonas de mosaicos agroforestales y de monocultivos), se deben considerar las áreas clave donde se produce la transmisión bidireccional de la PPA de forma directa o indirecta en la interfaz cerdo-jabalí, sobre todo en regiones con alta densidad de sistemas de traspatio. En estas áreas sería muy recomendable un diagnóstico precoz en los cerdos domésticos y un monitoreo continuo en poblaciones de jabalíes, mejorando tanto la bioseguridad de las granjas de cerdos como la gestión de la caza en jabalíes. Además, en las áreas de monocultivo (QAH 1), se recomienda encarecidamente la prohibición del uso de la hierba fresca o de cultivos para alimentar a los cerdos domésticos, ya que estas fuentes de alimentos pueden ser contaminadas por jabalíes infectados.
10. El modelo determinístico euroasiático de la calidad de hábitat disponible del jabalí, podría ser de gran utilidad como base para el desarrollo de estudios de conectividad del paisaje que permitieran profundizar y mejorar los análisis actuales de difusión de PPA, así como de otras enfermedades compartidas entre el jabalí y el cerdo doméstico.

8) BIBLIOGRAFÍA

8) BIBLIOGRAFÍA

- Abaigar T. 1990: Características biológicas y ecológicas de una población de jabalíes (*Sus scrofa* L., 1758) en el SE Ibérico. Ph.D. Thesis, University of Navarra, Navarra, Spain.
- Abaigar, T., del Barrio, G., Vericad, J. R. (1994). Habitat preference of wild boar (*Sus scrofa* L., 1758) in a Mediterranean environment. Indirect evaluation by signs. *Mammalia*, 58 (2): 201-210.
- Anderson R.P., Lew D., y Peterson A.T., 2003. Evaluating predictive models of species distributions: Criteria for selecting optimal models. *Ecological Modelling*, 162(3):211–232.
- Apollonio, M., R. Andersen, and R. Putman (eds), 2010: European Ungulates and Their Management in the 21st Century. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 2010. 604 pp.
- Araújo M.B. & Guisan A., 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography*, 33 (10):1677–1688.
- Araújo M.B., Thuiller W., y Pearson R.G., 2006. Climate warming and the decline of amphibians and reptiles in Europe. *Journal of Biogeography*, 33(10):1712–1728.
- Araújo M.B., & New M., 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(1):42–47.
- Araújo MB, Guilhaumon F, Neto DR, Pozo I, Calmaestra R, 2011a. Biodiversidade e alterações Climáticas/Biodiversidad y alteraciones Climáticas. Lisboa /Madrid, Ministerio do Ambiente e Ordenamento do Território & Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino. 656 pp. [http://www.ibiochange.mncn.csic.es/iberiachange/wordpress/wp-content/uploads/2008/07/Libro-1-junio-012.pdf?goback=.gde_2716697_member_121228272 Accessed August 15th, 2015].
- Araújo MB, Guilhaumon F, Neto DR, Pozo I, Calmaestra R, 2011b. Impactos, vulnerabilidad y adaptación al cambio climático de la biodiversidad española. 2. Fauna de vertebrados. Dirección General de Medio Natural y Política Forestal. Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino. Madrid, 640 pp. Available in http://www.magrama.gob.es/es/biodiversidad/temas/inventarios-nacionales/inventarioespeciesterrestres/efectos_cambio_climatico.aspx. [02 July 2012].
- Arias M and Sánchez-Vizcaíno JM; 2012. African swine fever In: Zimmerman J, Karriker LA, Ramirez A, Schwartz KJ, Stevenson GW, Diseases of swine, 10th Edition. pp. 396-404. Editors: John Wiley and Sons, United States of America.
- Arino, O., Ramos Perez, J.J., Kalogirou, V., Bontemps, S., Defourny, P., and E., Van Bogaert, 2012: Global Land Cover Map for 2009 (GlobCover 2009). European Space Agency (ESA) & Université catholique de Louvain (UCL). DOI: <http://dx.doi.org/10.1594/PANGAEA.787668>. Available at: http://due.esrin.esa.int/page_globcover.php

- Aune, B. (2008). An Empiricist Theory of Knowledge. Retrieved Nov. 2010, from <http://www.hist-analytic.org/ETK.pdf>
- Austin M.P., Nicholls A.O., y Margules C.R., 1990. Measurement of the realized qualitative niche: environmental niches of five eucalypt species. *Ecological Monographs*, 60: 161–177.
- Austin, M.P., 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling* 157: 101-118.
- Austin, M.P., 2007. Species distribution models and ecological theory: a critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling* 200 (1-2): 1-19.
- Ballari, S. A., and Barrios-Garcia, M. N., 2014: A review of wild boar *Sus scrofa* diet and factors affecting food selection in native and introduced ranges. *Mammal Rev.* 44, 124–134.
- Basto AP, Portugal RS, Nix RJ, Cartaxeiro C, Boinas F, Dixon, LK, Leitao A, Martins C, 2006. Development of a nested PCR and its internal control for the detection of African swine fever virus (ASFV) in *Ornithodoros erraticus*. *Archives of Virology*, 151, 819-826.
- Bech-Nielsen S. *et al.*, 1995. A case study of an outbreak of African swine fever in Spain. *Br. Vet. J.*, 151, 2: 203-214.
- Belongie C. 2008: Using GIS to create a gray wolf habitat suitability model and to assess wolf pack ranges in the Western Upper Peninsula of Michigan. *Resource Analysis* 10: 15.
- Beltrán-Alcrudo D., Lubroth J., Depner K. & S. De la Roque, 2008: African swine fever in the Caucasus. Rome: FAO, EMPRES-Watch 1-8.
- Bengis, R. G., Kock, R. A. y Fischer, J. (2002). Infectious animal diseases: the wildlife/livestock interface. *Revue Scientifique et Technique de l'Office International des Epizooties* 21(1), 53-65.
- Benito de Pando, B. y Peñas de Giles, J. (2007): “Aplicación de modelos de distribución de especies a la conservación de la biodiversidad en el sureste de la Península Ibérica”, *GeoFocus (Artículos)*, nº 7, p. 100-119, ISSN: 1578-5157
- Benito de Pando, B.M. (2009). Ecoinformática aplicada a la conservación: Simulación de efectos del cambio global en la distribución de la flora de Andalucía. Ph.D. Thesis, Universidad de Granada.
- Bibby, C.J., Collar, N.J., Crosby, M.J. *et al.*, (1992) Putting Biodiversity on the Map: Priority Areas for Global Conservation (Consejo Internacional para la Preservación de las Aves, Cambridge, U.K.)
- Biront P. *et al.*, 1987. An epizootic of African swine fever in Belgium and its eradication. *Vet. Rec.*, 120: 432-434.
- Bissonette, J.A. (1997) Scale-sensitive ecological properties: historical context, current meaning. In: *Wildlife and landscape ecology. Effects of pattern and scale.* J.A. Bissonette (ed.), Springer-Verlag, New York.

- Boinas FS. *et al.*, 2011. The persistence of African swine fever virus in field-infected *Ornithodoros erraticus* during the ASF endemic period in Portugal. PLoS ONE 6, e20383: 5pp.
- Breiman, L. Random forest. Machine Learning, 2001, vol. 45, N° 1, p. 5-32.
- Brøseth, H., and H. C. Pedersen, 2000: Hunting effort and game vulnerability studies on a small scale: a new technique combining radio-telemetry, GPS and GIS. J. Appl. Ecol. 37, 182–190.
- Brotons, Lluís (2014): Number of published SDM related articles in the ecological literature (black bars) and number of citations received by these articles per year (white bars) during the period 1992–2010. Figure_1.tif. PLOS ONE. 10.1371/journal.pone.0111996.g001.
- Brown J.H. y Gibson A.C., 1983. Biogeography. Mosby, St. Louis.
- Brown J.H., 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. American Naturalist, 124(2): 255-279.
- Burgman, M. A., McBride, M., Ashton, R., Speirs-Bridge, A., Flander, L., Wintle, B. et al., 2011. Expert status and performance. PLoS One, 6(7), e22998.
- Busby, J. R. Bioclim 1991. A bioclimate analysis and prediction system. In: Margules, C. R. & Austin, M. P. (eds.). Nature conservation: cost effective biological surveys and data analysis. Canberra: CSIRO, p. 64-68.
- Cajo, D.J.Y., Moreno, M., Chaguamate, L., Valencia, N., & Ayala, V. R. (2016). Aplicación de Modelos de Nicho Ecológico para estudios Epidemiológicos: Triatoma dimidiata, vector de la 1 Enfermedad de Chagas en Ecuador. Revista Politécnica, 37(1).
- Caley, P., 1993: Population dynamics of feral pigs (*Sus scrofa*) in a tropical riverine habitat complex. Wildl. Res. 20, 625–636.
- Calistri, P., Iannetti, S., L Danzetta, M., Narcisi, V., Cito, F., Di Sabatino, D., et al., (2013). The components of 'One World–One Health' approach. Transboundary and emerging diseases, 60(s2), 4-13.
- Carpenter J., Gillison G., y Winter A.N., 1993. DOMAIN: A flexible modelling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. Biodiversity and Conservation, 2(6):667–680.
- Chua KB, Bellini WJ, Rota PA, Harcourt BH, Tamin A, Lam SK, Ksiazek TG, Rollin PE, Zaki SR, Shieh WJ, Goldsmith CS, Gubler DJ, Roehrig JT, Eaton B, Gould AR, Olson J, Field H, Daniels P, Ling AE, Peters CJ, Anderson LJ, Mahy BWJ (2000) Nipah virus: a recently emergent deadly paramyxovirus. Science 288(5470):1432–1435. doi:10.1126/science.288.5470.1432
- Chua KB, Koh CL, Hooi PS, Wee KF, Khong JH, Chua BH, Chan YP, Lim ME, Lam SK (2002) Isolation of Nipah virus from Malaysian Island flying-foxes. Microbes and Infection 4(2): 145–151.

- Cleveland SM, Hebblewhite M, ThompsonMand Henderson R, 2012. Linking elk movement and resource selection to hunting pressure in a heterogeneous landscape. *Wildl Soc Bull* 36:658–668.
- Costard S. *et al.*, 2009. African swine fever: how can global spread be prevented? *Ph. Tran. Roy. Soc. Lon.*, 364: 2683-2696.
- Costard, S., Jones ,B.A., Martínez-López, B., Mur, L., de la Torre, A., Martínez, M., Sánchez-Vizcaíno, F., Sánchez-Vizcaíno, J.M., Pfeiffer, D.U., and B., Wieland, 2013: Introduction of African Swine Fever into the European Union through Illegal Importation of Pork and Pork Products. *PLoS ONE*. 8(4), e61104.
- Dale, V.H., S. Brown, R. A. Haeuber, N. T. Hobbs, N. Huntly, R. J. Naiman, W. E. Riebsame, M. G. Turner, and T. J. Valone. 2000. Ecological principles and guidelines for managing the use of land. *Ecological Applications* 10:639–670.
- Daszak, P., Cunningham, A. A. y Hyatt, A. D. (2000). Emerging infectious diseases of wildlife-threats to biodiversity and human health. *Science* 287, 443-449.
- Daszak, P., Cunningham, A. A., & Hyatt, A. D. (2001). Anthropogenic environmental change and the emergence of infectious diseases in wildlife. *Acta tropica*, 78(2), 103-116.
- Davis, A.J., Jenkinson, L.S., Lawton, J.H., Shorrocks, B. & Wood, S. 1998. Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. *Nature* 391: 783-786.
- de Candolle A., 1855. *Géographie botanique raisonnée*.
- de la Torre, A., Bosch, J., Iglesias, I. Muñoz, M.J., Mur, L., Martínez-López, B., Martínez, M., and J.M., Sánchez-Vizcaíno, 2013: Assessing the Risk of African Swine Fever Introduction into the European Union by Wild Boar. *Transbound. Emerg. Dis.* 62,272-279.
- De Tray, D.E., 1957: African swine fever in warthogs (*Phacochoerus aethiopicus*). *J. Am. Vet. Med. Assoc.* 130, 537–540.
- Deblauwe, V., Barbier , N., Couteron, P., Lejeune, O., & Bogaert, J., 2008. The global biogeography of semi-arid periodic vegetation patterns. *Global Ecology and Biogeography*, 17: 715-723.
- Der Fels-Klerx, V., Ine, H. J., Goossens, L. H., Saatkamp, H. W., & Horst, S. H. (2002). Elicitation of quantitative data from a heterogeneous expert panel: formal process and application in animal health. *Risk Analysis*, 22(1), 67-81.
- Despommier D, Ellis B, Wilcox B (2007) The role of ecotones in emerging infectious diseases. *EcoHealth* 3(4):281–289. doi:10.1007/s10393-006-0063-3
- dwhc (Dutch wildlife health centre), 2016. African swine fever in wild boar and African wild suids. Universiteit Utrecht.
- EBI, European Bioinformatics Institute (2006). «What is Bioinformatics?

- EEA, European Environmental Agency 2006: NATLAN, Nature/land cover information package. European Environment Agency. Luxemburg.
- EFSA, AHAW Panel (EFSA Panel on Animal Health and Welfare), 2015: African swine fever. EFSA J. 13, 1–92. Doi:10.2903/j.efsa.2015.4163
- EFSA, European Food Safety Authority. 2010. Scientific opinion on African swine fever. EFSA Journal, 8(3): 1556.
- EFSA, European Food Safety Authority 2014: Scientific Opinion on African swine fever. EFSA Journal 2014, 12: 6328.
- Ehrlich, P. y Ehrlich, A. (1981) Extinction: The causes and Consequences of the Diasappearance of species. (Randon House, New York).
- Elith J., Graham C.H., Anderson R.P., Dudík M., Ferrier S., Guisan A., Hijmans R.J., Huettmann F., Leathwick J.R., Lehmann A., Li J., Lohmann L.G., Loiselle B.A., Manion G., Moritz C., Nakamura M., Nakazawa Y., Overton J.McC.M., Peterson A.T., Phillips S.J., Richardson K., Scachetti-Pereira R., Schapire R.E., Soberón J., Williams S., Wisz M.S., y Zimmermann N.E., 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29(2): 129–151.
- Elith S. & Barry J., 2006. Error and uncertainty in habitat models. *Journal of Applied Ecology*, 43(3):413–423.
- Elith, J. & Leathwick, J.R. 2007. Predicting species distributions from museum and herbarium records using multiresponse models fitted with multivariate adaptive regression splines. *Diversity and distributions* 13: 265 - 275.
- Elith, J., & Leathwick, J.R. (2009). Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 677.
- Elmberg, J., Edenius, L., 1999. Abundance patterns in bird communities in old boreal forest in relation to stand structure and local habitat configuration. *Ornis Fennica* 76, 123–133.
- Escobar, L. E., Peterson, A. T., Papeş, M., Favi, M., Yung, V., Restif, O., *et al.*, (2015). Ecological approaches in veterinary epidemiology: mapping the risk of bat-borne rabies using vegetation indices and night-time light satellite imagery. *Veterinary research*, 46(1), 1.
- Etter EMC. et al. 2011., Seroprevalence of African Swine Fever in Senegal, 2006. *Em. Inf. Dis.*, 17, 1: 49-54.
- FAO, 2010. Preparación de planes de contingencia contra la peste porcina africana. Editado por M.L. Penrith, V. Guberti, K. Depner y J. Lubroth. Manual FAO Producción y sanidad animal No. 8. Roma.
- FAOUN, Food and Agriculture Organization of the United Nations 1998. Peste porcine africaine en Afrique de l'Ouest Togo Sénégal - Gambie - Guinée-Bissau. Mission report from 1 to 16 June 1998.

- Farnsworth, M. L., Wolfe, L. L., Hobbs, N. T., Burnham, K. P., Williams, E. S., Theobald, D. M., ... & Miller, M. W. (2005). Human land use influences chronic wasting disease prevalence in mule deer. *Ecological Applications*, 15(1), 119-126.
- Fazey, I. R. A., Fazey, J. A., & Fazey, D. M. (2005). Learning more effectively from experience. *Ecology and Society*.
- Felicísimo AM, A Gómez & J Muñoz (2005) Potencial distribution of forest species in dehesas of Extremadura (Spain). En: Schnabel S & A Ferreira (eds) Sustainability of agrosilvopastoral systems-dehesa. *Advances in GeoEcology* 37: 231- 246. Catena Verlag, Reiskirchen.
- Fernández-Llario, P., Carranza, J., Hidalgo De Trucios, S. J. (1996). Social organization of the wild boar (*Sus scrofa*) in Doñana National Park. *Miscelànea Zoològica* 19: 9-18.
- Fernandez-Llario, P., Mateos-Quesada, P. (2003). Population structure of the wild boar (*Sus scrofa*) in two Mediterranean habitats in the western Iberian Peninsula. *Folia Zoologica*, 52 (2): 143-148 : 2003
- Ferrier, S. & Guisan, A. 2006. Spatial modelling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology* 43(3): 393-404.
- Ferrier, S. (2002). Mapping spatial pattern in biodiversity for regional conservation planning: where to from here?. *Systematic biology*, 51(2), 331-363.
- Ferrier, S.; Manion, G.; Elith, J. & Richardson, K. Using generalized dissimilarity modelling to analyse and predict patterns of beta diversity in regional biodiversity assessment. *Diversity and Distributions*, 2007, vol. 13, p. 252-264.
- Fielding, A.H. & Bell, J.F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24(1): 38-49.
- Fischer, J.R. y Gerhold, R. (2002). La fauna silvestre como factor de riesgo para la salud animal y las zoonosis. En Compendio de temas técnicos presentados ante la Asamblea Mundial de los Delegados de la OIE o a las Comisiones Regionales de la OIE.
- Fitzpatrick, M.C., Weltzin, J.F., Sanders, N.J. & Dunn, R.R. 2007. The biogeography of prediction error: why does the introduced range of the fire ant over-predict its native range? *Global Ecology and Biogeography* 16: 24-33.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations 1998. Peste porcine africaine en Afrique de l'Ouest Togo Sénégal - Gambie - Guinée-Bissau. Mission report from 1 to 16 June 1998.
- Foody GM (2008) GIS: Biodiversity applications. *Progress in Physical Geography* 32: 223-235.
- Franklin J., 1995. Predictive vegetation mapping: geographic modelling of biospatial patterns in relation to environmental gradients. *Progress in Physical Geography*, 19(4):474-499.
- Friedman, J. 2001. Greedyfunction approximation: a gradient boosting machine. *Annals of Statistics*, 29: 1189- 1232.

- Friedman, J. 1991. Multivariate adaptive regression splines (with discussion). *Annals of Statistics*, 19: 1-141.
- Gallardo M.C., Fernández-Pinero J, Pelayo V, Gazaev I, Markowska- Daniel I, Pridotkas G, Nieto R, Fernández-Pacheco P, Bokhan S, Nevolko O, Drozhzhe Z, Pérez C, Soler A, Kolvasov D, Arias M; 2014. Genetic variation among African swine fever genotype II viruses, eastern and central Europe. *Emerg Infect Dis.*, 20(9):1544-7.
- Gallardo, M.C., de la Torre Reoyo, A., Fernández-Pinero, J., Iglesias, I., Muñoz, M. J., and Arias, M. L. (2015). African swine fever: a global view of the current challenge. *Porcine Health Management*, 1(1), 1-14.
- Garzón P. 1991: Biología y ecología del jabalí (*Sus scrofa* L., 1758) en el Parque Natural de Monfragüe. Ph.D. Thesis, Universidad Autónoma de Madrid.
- Gaston, K.J. 1996. Species richness: measure and measurement. En Gaston, K.J. (ed.), págs. 77-113. *Biodiversity. A biology of numbers and difference*. Blackwell Science Ltd., Oxford.
- Gerrard, R., Stine, P., Church, R., & Gilpin, M. (2001). Habitat evaluation using GIS: A case study applied to the San Joaquin Kit Fox. *Landscape and Urban Planning*, 52(4), 239-255.
- GF-TADs, 2015. Global framework for the progressive control of transboundary animal diseases. Standing Group of Experts on African swine fever in the Baltics and Eastern Europe Region under the GFTADs, Expert mission on African swine fever in Poland, Report 1.
- Giammarioli M. *et al.*, 2011. Genetic characterisation of African swine fever viruses from recent and historical outbreaks in Sardinia (1978-2009). *Virus genes*, 42, 3: 377-387.
- Gogin, A., V. Gerasimov, A. Malogolovkin, and D. Kolbasov, 2013: African swine fever in the North Caucasus region and the Russian Federation in years 2007-2012. *Virus Res.* 173, 198–203.
- Gómez-Tejedor Ortiz, C. (1993). Peste Porcina Africana: Epizootiología. Patogenia. *Porci*, (17), 19-23.
- Good, R. 1953. *The Geography of the Flowering Plants*. Longman. London.
- Graham, C.H. & Hijmans, R.J. 2006. A comparison of methods for mapping species ranges and species richness. *Global Ecology and Biogeography* 15: 578–587.
- Graham, C.H., Moritz, C., y Williams, S.E. (2006): Habitat history improves prediction of biodiversity in a rainforest fauna, *Proceedings of the Natural Academy of Science of USA*. 103, 632-636.
- Graham, M. H., 2003. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology*, 84: 2809-2815.
- Grinnell J., 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk*, 34:427–433.

- Guisan A., Weiss S.B., y Weiss A.D., 1999. GLM versus CCA spatial modeling of plant species distribution. *Plant Ecology*, 143(1):107–122.
- Guisan, A. & N.E. Zimmermann, 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135 (2-3): 147-186.
- Hafeez, S., M. Abbas, Z. H. Khan, and E. Rehman, 2011: Preliminary analysis of the diet of wild boar (*Sus scrofa* L., 1758) in Islamabad, Pakistan. *Turk. J. Zool.* 35, 115–118.
- Hale S.S & Hollister J.W., 2009. Beyond data management: how ecoinformatics can benefit environmental monitoring programs. *Environmental Monitoring Assessment*, 150:227–235.
- Hampe, A. 2004. Bioclimate envelope models: what they detect and what they hide. *Global Ecology and Biogeography* 13 469-471.
- Hannah, L. et al. (1993) Human Disturbance and Natural Habitat: Biogeographic Province Analysis and References for a Global Data Set. (Conservation International, Washington, DC) .
- Haresnape J.M., & Mamu F.D., 1986. The distribution of ticks of the *Ornithodoros moubata* complex (Ixodoidea: Argasidae) in Malawi, and its relation to African swine fever epizootiology. *J Hyg (Lond)* 96(3): 535-44.
- Hastie, T. J . & Tibshirani, R. Generalized additive models. London: Chapman & Hall, 1990.
- Hausermann, H., Tschakert, P., Smithwick, E. A., Ferring, D., Amankwah, R., Klutse, *et al.*, (2012). Contours of risk: spatializing human behaviors to understand disease dynamics in changing landscapes. *EcoHealth*, 9(3), 251-255.
- Herrero J., García-Serrano A., Couto S., Ortuño V. & García-González R. 2006: Diet of wild boar *Sus scrofa* L. and crop damage in an intensive agroecosystem. *Eur. J. Wildlife Res.* 52: 245–250.
- Hijmans R.J. y Graham C.H., 2006. The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global Change Biology*, 12(12): 2272-2281.
- Hirzel A.H., Hausser J., y Perrin N., 2006. Biomapper 3.2. Laboratory for Conservation Biology, Department of Ecology and Evolution, University of Lausanne, Switzerland.
- Hirzel AH, Le Lay G. 2008. Habitat suitability modelling and niche theory. *Journal of Applied Ecology*. 45:1372–81.
- Hirzel, A.H., Hausser, J., Chessel, D. & Perrin, N. 2002. Ecological-niche factor analysis: How to compute habitat- suitability maps without absence data? . *Ecology* 83: 2027-2036.
- Hogeweg P. y Hesper B., 1978. Interactive instruction on population interactions. *Computers in Biology and Medicine*, 8(4):319–327.

- Hudson, P. J. (2002). The ecology of wildlife diseases (P. J. Hudson, Ed.). Oxford University Press, Oxford.
- Huntley B., Berry P.M., Cramer W., y McDonald A.P., 1995. Modelling present and potential future ranges of some European higher plants using climate response surfaces. *Journal of Biogeography*, 22(6):967–1001.
- Hutchinson G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Q. Biol.*, 22:415–427.
- Iglesias, I., Muñoz, M. J., Montes, F., Perez, A., Gogin, A., Kolbasov, D., & De la Torre, A. (2015). Reproductive Ratio for the Local Spread of African Swine Fever in Wild Boars in the Russian Federation. *Transboundary and emerging diseases* doi: 10.1111/tbed.12337.
- Imperio, S., Ferrante, M., Grignetti, A., Santini, G., and Focardi, S., 2010. Investigating population dynamics in ungulates: Do hunting statistics make up a good index of population abundance? *Wildlife Biology*, 16: 205–214.
- Jędrzejewska, B. & Jędrzejewski, W. (1998) Predation in vertebrate communities. The Białowieża Primeval Forest as a case study. Springer-Verlag, Berlin.
- Jędrzejewska, B. & Jędrzejewski, W. (2005) Large carnivores and ungulates in European temperate forest ecosystems: bottom-up and top-down control. Large carnivores and biodiversity conservation (ed. by J.C. Ray, K.H. Redford, R.S. Steneck and J. Berger), pp. 230–246. Island Press, Washington, DC.
- Jędrzejewska, B., Jędrzejewski, W., Bunevich, A.N., Miłkowski, L. & Kasiński, Z.A. (1997) Factors shaping population densities and increase rates of ungulates in Białowieża Primeval Forest (Poland and Belarus) in the 19th and 20th centuries. *Acta Theriologica*, 42, 399–451.
- Jepsen, M. R., Kuemmerle, T., Müller, D., Erb, K., Verburg, P. H., Haberl, et al., 2015: Transitions in European land-management regimes between 1800 and 2010. *Land Use Pol.* 49, 53–64.
- Jezierski, W. (1977) Longevity and mortality rate in a population of wild boar. *Acta Theriologica*, 22, 337–348.
- Jiménez-Valverde, A., Lobo, J. M., & Hortal, J. (2008). Not as good as they seem: the importance of concepts in species distribution modelling. *Diversity and distributions*, 14(6), 885–890.
- Johnson, C.G. & Gillingham, M.P. 2005. An evaluation of mapped species distribution models used for conservation planning. *Environmental Conservation* 2005: 117–128.
- Johnson, D. H., 1980. The Comparison of Usage and Availability Measurements for Evaluating Resource Preference. *Ecology*, 61(1): 65–71. doi: 10.2307/1937156.
- Joly F., 1988. La Cartografía. Oikos-Tau.
- Jones, K., Patel, N.G., Levy, M.A., Storeygard, A., Balk, D., Gittleman, J.L., Daszak, P. 2008. Global trends in emerging infectious diseases. *Nature* 451(7181):990–994.

- Karesh, W. B., Dobson, A., Lloyd-Smith, J. O., Lubroth, J., Dixon, M. A., Bennett, M., et al., (2012). Ecology of zoonoses: natural and unnatural histories. *The Lancet*, 380(9857): 1936-1945.
- Kearney M., 2006. Habitat, environment and niche: What are we modelling? *Oikos*, 115(1):186–191.
- Keuling, O., N. Stier, and M. Roth, 2009: Commuting, shifting or remaining? Different spatial utilisation patterns of wild boar *Sus scrofa* L. in forest and field crops during summer. *Mamm. Biol.* 74, 145–152.
- Kleiboeker SB, Burrage TG, Scoles GA, Fish D, Rock DL, 1998. African swine fever virus infection in the Argasid host, *Ornithodoros porcinus porcinus*. *The Journal of Virology*, 72, 3, 1711-1724.
- Knobel D, Butler JRA, Lembo T, Critchlow R, Gompper ME. 2014. Dogs, disease, and wildlife. En: Gompper ME, eds. *Free-ranging dogs and wildlife conservation*. 1ra ed. Oxford: Oxford University Press. 144-169 p.
- Korennoy, F. I., Gulenkin, V. M., Gogin, A. E., Vergne, T. and Karaulov, A. K. (2016), Estimating the Basic Reproductive Number for African Swine Fever Using the Ukrainian Historical Epidemic of 1977. *Transbound Emerg Dis.*, doi:10.1111/tbed.12583
- Krishtalka L. y Humphrey P.S., 2000. Can natural history museums capture the future? *BioScience*, 50(7):611–617.
- Kuhnert, P. M., Martin, T. G., & Griffiths, S. P. (2010). A guide to eliciting and using expert knowledge in Bayesian ecological models. *Ecology letters*, 13(7), 900-914.
- Lancia R., Nichols J.D. & Pollock K.H. 1994: Estimating the number of animals in wildlife populations. In: Bookhout T.A. (ed.), *Research and management techniques for wildlife and habitats*. The Wildlife Society, Bethesda, Maryland, USA: 215–253.
- Lek, S.; Delacoste, M.; Baran, P.; Dimopoulos, I.; Lauga, J. & Aulagner, S. Application of neural networks to modelling nonlinear relationships in ecology. *Ecological Modelling*, 1996, vol. 90, p. 39-52.
- Lester, S.E., Ruttenberg, B.I., Gaines, S.D. & Kinlan, B.P. 2007. The relationship between dispersal ability and geographic range size. *Ecology Letters* 10: 745-758.
- Lobo J.M., Jiménez-valverde A., y Real R., 2008. AUC: A misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, 17(2):145–151.
- Lobo, J. M. 2000. ¿Es posible predecir la distribución geográfica de las especies basándonos en variables ambientales? En: Martín-Piera, F., Morrone, J. J. and Melic, A. (eds), *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PrIBES 2000. m3m-Monografías Tercer Milenio. Vol. 1. Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA), Zaragoza, pp. 55-68.*

- Loh, E. H., Zambrana-Torrel, C., Olival, K. J., Bogich, T. L., Johnson, C. K., Mazet, J. A., *et al.*, (2015). Targeting transmission pathways for emerging zoonotic disease surveillance and control. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 15(7), 432-437.
- Loiselle, B. A., Jørgensen, P. M., Consiglio, T., Jiménez, I., Blake, J. G., Lohmann, L. G., & Montiel, O. M. (2008). Predicting species distributions from herbarium collections: does climate bias in collection sampling influence model outcomes?. *Journal of Biogeography*, 35(1), 105-116.
- Loiselle, B., Howell, C.A., Graham, C.H., Goerck, J.M., Brooks, T., Smith, K.G. & Williams, P.H. 2003. Avoiding pitfalls of using species distributions models in conservation planning. *Conservation biology* 17: 1591-1600.
- Lomolino MV, Heaney LR (2004) *Frontiers of biogeography: new directions in the geography of nature*. Sinauer Associates, Sunderland
- Lomolino, M. V.; Riddle, B. R.; Whittaker, R. J. & Brown, J. H., 2010. *Biogeography*. Sunderland: Sinauer.
- Long JL (2003) *Introduced mammals of the world: their history distribution and influence*. CSIRO, Collingwood
- Lubisi BA. *et al.* 2009. An investigation into the first outbreak of African swine fever in the Republic of Mauritius. *Transbound Emerg Dis.*, 56, 5: 178-188.
- Lyra TM. 2006. La erradicación de la peste porcina africana en el Brasil, 1978-1984. *Rev. Sci. Tech. Off. Int. Epiz.*, 25, 1: 93-103.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. – Princeton Univ. Press
- MAGRAMA, 2015: Boletín de información internacional agroalimentaria, pesca y medioambiental, nº 339, 12 de febrero de 2015.
- Markina-Lamonja F.A. 1998: Estudio de las poblaciones de corzo (*Capreolus capreolus* L.) y jabalí (*Sus scrofa* L.) y análisis de su explotación cinegética en el territorio histórico de Álava. Ph.D. Thesis, Departamento Biología Animal, Universidad de León, España.
- Markov, N.I. (1997) Population dynamics of wild boar, *Sus scrofa*, in Sverdlovsk Oblast and its relation to climatic factors. *Russian Journal of Ecology*, 28, 305–310.
- Markov, N.I., N.D. Neifeld, and L. L. McDonald, 2005: Analysis of wild boar (*Sus scrofa* L., 1758) distribution in Northeast of European Russia: a quantitative approach. *Russ. J. Theriol.* 4, 115–122.
- Marmion M., Hjort J., Thuiller W., y Luoto M., 2009. Statistical consensus methods for improving predictive geomorphology maps. *Computers and Geosciences*, 35(3):615–625.
- Martin, T. G., Burgman, M. A., Fidler, F., Kuhnert, P. M., *et al.*, 2012. Eliciting expert knowledge in conservation science. *Conservation Biology*, 26(1), 29-38.

- Martínez-Jauregui, M., Arenas, C., Herruzo, A. C., 2011. Understanding long-term hunting statistics: the case of Spain (1972–2007). *Forest Systems*, 1: 139–150. DOI: 10.5424/fs/2011201–10394.
- Massei, G., J. Kindberg, A. Licoppe, D. Gačić, N. Šprem, J. Kamler, E. Baubet, U. Hohmann, A. Monaco, J. Ozolins, and S. Cellina, 2015: Wild boar populations up, numbers of hunters down? A review of trends and implications for Europe. *Pest Manag. Sci.* 71, 492–500.
- Mateo RG, Croat TB, Felicísimo AM, Muñoz J, 2010. Profile or group discriminative techniques? Generating reliable species distribution models using pseudo-absences and target-group absences from natural history collections. *Divers Distrib* 16: 84–94.
- Mateo, R.G. (2008). Modelos predictivos de riqueza de diversidad vegetal. Comparación y optimización de métodos de modelado ecológico (Doctoral dissertation, PhD thesis, Universidad Complutense de Madrid, Madrid, ES).
- Mateo, R.G., Felicísimo, A.M., & Muñoz, J. (2011). Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Revista chilena de historia natural*, 84(2), 217–240.
- Mccullagh, P. & Nelder, J. A. Generalized linear models. London: Chapman and Hall, 1989.
- McNaughton, S. J., Oesterheld, M., Frank, D. A., & Williams, K. J. (1989). Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature* 341, 142–144 doi:10.1038/341142a0
- Meagher, M., & Meyer, M. E. (1994). On the origin of brucellosis in bison of Yellowstone National Park: a review. *Conservation Biology*, 8(3), 645–653.
- Melis, C. L., P. Szafranska, B. Jedrzejewska, and K. Barton, 2006: Biogeographical variation in the population density of wild boar (*Sus scrofa*) in western Eurasia. *J. Biogeogr.* 33, 803–811.
- Miller A.J. y Knouft J.H., 2006. GIS-based characterization of the geographic distributions of wild and cultivated populations of the mesoamerican fruit tree *Spondias purpurea* (*Anacardiaceae*). *American Journal of Botany*, 93(12): 1757–1767.
- Mitchell-Jones, A.J., Amori, G., Bogdanowicz, W., Krystufek, B., Reijnders, P.J.H., Spitzenberger, F., Stubbe, M., Thoissen, J.B.M., Vohralik, V. & Zima, J. (1999) The Atlas of European Mammals & EMMA Dataset. London: Poyser. Available at: <http://www.european-mammals.org> (accessed 5 October 2013).
- Montgomery, E.R., 1921: On a form of swine fever occurring in British East Africa (Kenya Colony). *Journal of Comparative Pathology and Therapeutics*, 34, 159–191.
- Morales, Narkis (2012). Modelos de distribución de especies: Software Maxent y sus aplicaciones en Conservación. *Conservación Ambiental*, 2(1): 1–5.
- Morelle, K. (2015). Wild boar movement ecology across scales: Insights from a population expanding into agroecosystems of Southern Belgium (Doctoral dissertation, Université de Liège, Liège, Belgique).

- Morrison, M.L., B.G. Marcot y R.W. Mannan. 1992. Wildlife habitat relationships. The University of Wisconsin Press.
- Muñoz, J. & Felicísimo, M. A., 2004. A comparison between some statistical methods commonly used in predictive modeling. *Journal of Vegetation Science*, 15: 285–292.
- Mur L., Martínez-López B., and Sanchez-Vizcaino JM., 2012b. Risk of African swine fever introduction into the European Union through transport-associated routes: returning trucks and waste from international ships and planes. *BMC vet res*, 8, 149.
- Mur L., Martínez-López B., Costard S., de la Torre A., Jones B.A., Martínez M., Sánchez-Vizcaíno F., Muñoz M.J., Pfeiffer D.U., Sánchez-Vizcaíno J.M. Wieland B., 2014. Modular framework to assess the risk of African swine fever virus entry into the European Union. *BMC vet res*, 10, 145.
- Mur L., Martinez-Lopez B., Martinez M., Costard S., Wieland B., Pfeiffer DU. and Sanchez-Vizcaino JM., 2012a: Quantitative Risk Assessment for the Introduction of African Swine Fever Virus into the European Union by Legal Import of Live Pigs. *Transb Emerg Dis*. 59, 134-44.
- Mur, L., Iscaro, C., Cocco, M., Jurado, C., Rolesu, S., De Mia, G. M., Feliziani, F., Pérez-Sánchez, R., Oleaga, A., and Sánchez-Vizcaíno, J. M. (2016). Serological Surveillance and Direct Field Searching Reaffirm the Absence of *Ornithodoros erraticus* Ticks Role in African Swine Fever Cycle in Sardinia. *Transboundary and emerging diseases*. DOI: 10.1111/tbed.12485
- Neilson R.P., 1995. A model for predicting continental-scale vegetation distribution and water balance. *Ecological Applications*, 5(2): 362–385.
- Ng, A. Y. and Jordan, M. I.. 2001. On discriminative vs. generative classifiers: a comparison of logistic regression and naive Bayes. *Adv. Neural Inform. Process. Syst*. 14: 605–610.
- OIE Weekly Disease information. Available at: http://www.oie.int/wahis_2/public/wahid.php/Diseaseinformation/WI/index/newlang/en Last access 29 November 2015.
- OIE, 2009. African swine fever. World Animal Health Organisation, Technical Disease Cards. 1-5.
- OIE, 2016. Weekly Disease information. Available at: http://www.oie.int/wahis_2/public/wahid.php/Diseaseinformation/WI/index/newlang/en Last access 5 October 2016.
- Oliver, W., and K. Leus, 2008: *Sus scrofa*. In: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Vers. 2012.2. Available at: www.iucnredlist.org (accessed 3 September 2013).
- Oļševskis, E., Guberti, V., Seržants, M., Westergaard, J., Gallardo, C., Rodze, I., & Depner, K. (2016). African swine fever virus introduction into the EU in 2014: Experience of Latvia. *Research in veterinary science*, 105, 28-30.
- Ottaviani, D., Lasinio, G.J. & Boitani, L. 2004. Two statistical methods to validate habitat suitability models using presence-only data. *Ecological Modelling* 179: 417-443.

- Owolodun, O.A., A.D. Bastos, J.F. Antiabong, M.E. Ogedengbe, P.S. Ekong y B. Yakubu, 2010: Molecular characterisation of African swine fever viruses from Nigeria (2003-2006) recovers multiple virus variants and reaffirms CVR epidemiological utility. *Virus Genes*.
- Özesmi, U., Mitsch, W., 1997. A spatial habitat model for the marsh-breeding red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus* L.) in coastal Lake Erie wetlands. *Ecol. Model.* 101, 139–152.
- Palomo J.L., Gisbert J., Blanco J.C. (eds.) 2007: Atlas de los Mamíferos terrestres de España. Dirección General de Conservación de la Naturaleza, 586. SECEM – SECEMU, Madrid, Spain.
- Pearce, J.; Lindenmayer, D. Bioclimatic analysis to enhance reintroduction biology of the endangered helmeted honeyeater (*Lichenostomus melanops cassidix*) in Southeastern Australia. *Restoration Ecology*, v. 6, n. 3, p. 238-43, 1998. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1526-100X.1998.00636.x>
- Pearson, R.G. & Dawson, T.P. 2004. Bioclimate envelope models: what they detect and what they hide — response to Hampe (2004). *Global Ecology and Biogeography* 13: 469-476.
- Pearson, R.G., Thuiller, W., Araújo, M.B., Martinez-Meyer, E., Brotons, L., McClean, C.J., Miles, L., Segurado, P., Dawson, T.P. & Lees, D.C. 2006. Model-based uncertainty in species range prediction. *Journal of Biogeography* 33: 1704-1711.
- Penrith ML. *et al.*, 2009. Preparation of African swine fever contingency plans. FAO Animal Production and Health Manual No. 8.
- Penrith, M.L. y W. Vosloo, 2009: Review of African swine fever: transmission, spread and control: review article. *Journal of the South African Veterinary Association*, 80, 58-62.
- Pereira, H.M., and H.D., Cooper, 2006: Towards the global monitoring of biodiversity change. *Trends Ecol. Evol.* 21(3), 123-129.
- Peters, D. & Thackway, R. (1998). "A new biogeographic regionalisation for Tasmania."
- Peterson, A.T., Papes, M., Eaton, M., 2007. Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and Maxent. *Ecography* 30, 550-560.
- Phillips S.J. y Dudík M., 2008. Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31(31(2)):161–175.
- Phillips S.J., Anderson R.P., y Schapire R.E., 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(190):231–259.
- Phillips S.J., Dudík M., y Schapire R.E., 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. *Proceedings, Twenty-First International Conference on Machine Learning, ICML 2004*, páginas 655–662.

- Pilevičienė S., Jurgelevičius V., Pridotkas G., Paulauskas A. 2016. African swine fever in wild boar population: Lithuanian experience. 11th International Symposium on wild boar & other suids, Luxembourg.
- Plissock, P., & Fuentes-Castillo, T. 2011. Modelación de la distribución de especies y ecosistemas en el tiempo y en el espacio: una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. *Revista de Geografía Norte Grande*, (48), 61-79.
- Plowright W, Perry CT, Pierce MA, 1970. Transovarial infection with African swine fever virus in the Argasid tick, *Ornithodoros moubata porcinus*, Walton. *Research in Veterinary Science*, 2, 582- 584.
- Plowright, W., J. Parker y M.A. Pierce, 1969: African Swine fever virus in ticks (*Ornithodoros moubata*) collected from animal burrows in Tanzania. *Nature*, 221, 1071-1073.
- Plowright, W., Parker, J., Pierce, M.A., 1969. The epizootiology of African swine fever in Africa. *Vet Rec* 85:668-674.
- Podgórski, T., 2016. Slow spread of the African swine fever in Poland – the role of wild boar behaviour and management. En 11th International Symposium on wild boar & other suids, Luxembourg.
- Pulliam JRC, Epstein JH, Dushoff J, Rahman SA, Bunning M, Jamaluddin AA, Hyatt AD, Field HE, Dobson AP, Daszak P (2011) Agricultural intensification, priming for persistence and the emergence of Nipah virus: a lethal bat-borne zoonosis. *Journal of the Royal Society Interface* 9(66):89–101
- Pulliam R., 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3:349–361.
- Quinn *et al.*, 2005: Microbiología y enfermedades infecciosas veterinarias.
- Radeloff, V., Pidgeon, A.M., Hostert, P., 1999. Habitat and population modelling of roe deer using an interactive geographic information system. *Ecol. Model.* 114, 287–304.
- Radosavljevic, A., & Anderson, R. P. (2014). Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation. *Journal of biogeography*, 41(4), 629-643.
- Raghavan, R. K., Goodin, D. G., Hanzlicek, G. A., Zolnerowich, G., Dryden, M. W., Anderson, G. A., & Ganta, R. R. (2016). Maximum Entropy-Based Ecological Niche Model and Bio-Climatic Determinants of Lone Star Tick (*Amblyomma americanum*) Niche. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*, 16(3), 205-211.
- Rahimi P. *et al.*, 2010. Emergence of African Swine Fever Virus, Northwestern Iran. *Em. Inf. Dis.*, 16, 12: 1946-1948.
- Rennie, L., P.J. Wilkinson y P.S. Mellor, 2001: Transovarial transmission of African swine fever virus in the argasid tick *Ornithodoros moubata*. *Medical and Veterinary Entomology*, 15, 140-146.

- Riordan, E. C. & Rundel, P. W. Modelling the distribution of a threatened habitat: the California sage scrub. *Journal of Biogeography*, 2009, vol. 36, p. 2176-2188.
- Roger F. *et al.* 2001. *Ornithodoros porcinus* ticks, bushpigs, and African swine fever in Madagascar. *Ex. Ap. Aca.*, 25: 263-269.
- Rondinini C, *et al.* (2011) Global habitat suitability models of terrestrial mammals. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 366(1578):2633–2641.
- Roseberry, J.L., Sudkamp, S.D., 1998. Assessing the suitability of landscapes for northern bobwhite. *J. Wildl. Manag.* 62 (3), 895–902.
- Rowlands RJ. *et al.* 2008. African swine fever virus isolate, Georgia, 2007. *Em. Inf. Dis.*, 14, 12: 1870-1874.
- Ruiu A, C.P., Patta C, 1989: Ricerca di zecche del genere *Ornithodoros* e di altri artropodi in allevamenti suini ed in cinghiali della provincia di Nuoro. 43, 1387-1391.
- Rushton, S.P., Ormerod, S.J., Kerby, G., 2004. New paradigms for modelling species distributions? *J. Appl. Ecol.* 41, 193–200.
- Rwego IB, Isabirye-Basuta G, Gillespie TR, Goldberg TL 2008. Gastrointestinal bacterial transmission among humans, mountain gorillas, and livestock in Bwindi Impenetrable National Park, Uganda. *Conserv Biol*, 22: 1600–07.
- Saenz de Buruaga, M., Costa, L., Purroy, F. J. (1991). Distribution and abundance of three wild ungulates in the Cantabrian Mountains of northern Spain. Pp. 627-630. En: Bobek, B., Perzanowski, K., Regelin, W. (Eds.). *Global trends in wildlife management*. Trans. 18th IUGB Congress, Jagielloinan University, Krakow, Poland: 627 630.
- Sáez-Royuela C. & Tellería J.L. 1988: Las batidas como método de censo en especies de caza mayor: aplicación al caso del jabalí (*Sus scrofa* L.) en la provincia de burgos (Norte de España). *Doñana, Acta Vertebrata* 15: 215–223.
- Salisbury E.J., 1926. The geographical distribution of plants in relation to climatic factors. *The Geographical Journal*, 57: 312-355.
- Sánchez Botija, 1982 - *Rev. sci. tech. Off. int. Epiz.*, 1982, 1 (4), 991-1029
- Sánchez, O. (2007). Método de evaluación del riesgo de extinción de las especies silvestres en México (MER). Instituto Nacional de Ecología.
- Sánchez-Botija, A., 1963: Reservorios del virus de la peste porcina Africana. Investigación del virus de la P.P.A en los artrópodos mediante la prueba de la hemoadsorción. *Bull. Off. Int. Epizoot.*, 60, 895-899.
- Sánchez-Vizcaíno J.-M., Mur L. & Martínez-López B., 2012. African Swine Fever: An Epidemiological Update. *Transb. Emerg. Dis.*, 59, 1: 27-35.
- Santamarta, J. (2014). La crisis de la biodiversidad. *Boletín CF+ S*, (16).

- Sarasa, M., y J.A., Sarasa (2013) Intensive monitoring suggests population oscillations and migration in wild boar *Sus scrofa* in the Pyrenees. *Anim Biodivers Conserv* 36(1), 79-88.
- Sarkar, S., & Margules, C. (2002). Operationalizing biodiversity for conservation planning. *Journal of biosciences*, 27(4), 299-308.
- Saura S, Pascual-Hortal L. 2007. A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: comparison with existing indices and application to a case study. *Landscape and Urban Plan*, 83: 91-103.
- Schley, L., and T. J. Roper, 2003: Diet of wild boar *Sus scrofa* in Western Europe, with particular reference to consumption of agricultural crops. *Mammal Rev.* 33, 43–56.
- Segurado P. y Araújo M.B., 2004. An evaluation of methods for modelling species distributions. *Journal of Biogeography*, 31(10):1555–1568.
- Servanty, S., J. M. Gaillard, F. Ronchi, S. Focardi, E. Baubet, and O. Gimenez, 2011: Influence of harvesting pressure on demographic tactics: implications for wildlife management. *J. Appl. Ecol.* 48, 835–843.
- Siméon-Negrin RE. and Frias-Lepoureau MT. 2002. Eradication of African swine fever in Cuba (1971 and 1980). In: In: Morilla A. *et al.*, (eds), *Trends in Emerging Viral Infections of Swine*, 1st edn. Iowa State University Press, Iowa, USA: pp. 125–131.
- Simon, N. (1962). *Between the sunlight and the thunder: The wild life of Kenya*. Houghton Mifflin.
- Smith, K. F., Acevedo-Whitehouse, K., & Pedersen, A. B. (2009). The role of infectious diseases in biological conservation. *Animal Conservation*, 12(1), 1-12.
- Snieszko, S. F. (1973). Diseases of fishes and their control in the U.S. En *The Two Lakes Fifth Fishery Management Training Course Report*, pp. 55-66. Jansen, Londres
- Soberón J. y Peterson A.T., 2004. Biodiversity informatics: Managing and applying primary biodiversity data. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359(1444): 689-698.
- Soberón J. y Peterson A.T., 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2: 1-10.
- Spitz F. & Vallet G. 1991: Etude démographique du languedoc. *Bull. Mens. De la O. N. C.* 159: 29–39.
- Spitz F., Janeau G. & Vallet G. 1984: Elements de démographie du sanglier (*Sus scrofa*) dans la région de Grésigne. *Acta Oecol.* 5: 43–59.
- Stephen, C. (2014). Toward a modernized definition of wildlife health. *Journal of Wildlife Diseases* 50(3), 427-430.

- Steyn, D.G., 1932. . East African virus disease of pigs. In: 18th Rep Dir Vet Serv. Anim Ind. U.S. Afri., pp. 99-109.
- Stockwell, D. & Peters, D. 1999. The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographical Information Science* 13(2): 143-158.
- Store, R., Kangas, J., 2001. Integrating spatial multi-criteria evaluation and expert knowledge for GIS-based habitat suitability modelling. *Landscape Urban Plann.* 55 (2), 79–93.
- Sutherland, W. J. (2006). Predicting the ecological consequences of environmental change: a review of the methods. *Journal of Applied Ecology*, 43(4), 599-616.
- Svenning, J.C. & Skov, F. 2004. Limited filling of the potential range in European tree species. *Ecology Letters* 7: 565-573.
- Swenson NG (2008) The past and future influence of geographic information systems on hybrid zone, phylogeographic and speciation research. *Journal of Evolutionary Biology* 21: 421-434.
- Tellería, J. L., Santos, T., Refoyo, P & Muñoz, J., 2012. Use of ring recoveries to predict habitat suitability in small passerines. *Distribution and Diversity*, 18(11): 1130–1138
- Terpstra C. and Wensvoort G. 1986. African swine fever in the Netherlands. *Tij. Dier.*, 111: 389-392.
- Tessaro, S. G. Características y evaluación del hábitat. *Manual de Técnicas para el estudio de la Fauna*, 280.
- Thuiller W., Lafourcade B., Engler R., y M.B. Araújo, 2009. BIOMOD - a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography*, 32:369–373.
- Thuiller W., Lavorel S., y Araújo M.B., 2005. Niche properties and geographical extent as predictors of species sensitivity to climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 14(4):347–357.
- Thurfjell, H., J. P. Ball, P. A. Åhlén n, P. Kornacher, H. Dettki, and K. Sjöberg, 2009: Habitat use and spatial patterns of wild boar *Sus scrofa* (L.): agricultural fields and edges. *Eur. J. Wildl. Res.* 55, 517–523.
- Toïgo, C., S. Servanty, J. M. Gaillard, S. Brandt, and E. Baubet, 2008: Disentangling natural from hunting mortality in an intensively hunted wild boar population. *J. Wildl. Manage.* 72, 1532–1539.
- Townsend Peterson, A., Papeş, M., & Eaton, M. (2007). Transferability and model evaluation in ecological niche modeling: a comparison of GARP and Maxent. *Ecography*, 30(4), 550-560.
- Vallat B. 2009. Un mundo, una salud. Editorial. Organización Mundial de Sanidad Animal (OIE). Mayo 6 de 2009. Disponible en: http://www.oie.int/esp/edito/es_lastedito.htm

- Vayssières, M. P.; Plant, R. E. & Allen-Díaz, B. H. Classification trees: an alternative non-parametric approach for predicting species distributions. *Journal of Vegetation Science*, 2000, vol. 11, p. 679- 694.
- Vergne, T., A. Gogin, and D. U. Pfeiffer, 2015: Statistical Exploration of Local Transmission Routes for African Swine Fever in Pigs in the Russian Federation, 2007–2014. *Transbound. Emerg. Dis.* doi:10.1111/tbed.12391
- Vetaas, O.R. 2002. Realized and potencial niches: A comparison of four *Rhododendron* tree species. *Journal of Biogeography* 29: 545-554.
- Vial L, Wieland B, Jori F, Etter E, Dixon L, Roger F, 2007. African swine fever virus DNA in soft ticks, Senegal. *Emerging Infectious Diseases Journal*, 13, 1928-1931.
- Virgós, E. (2002). Factors affecting wild boar (*Sus scrofa*) occurrence in highly fragmented Mediterranean landscapes. *Canadian Journal of Zoology*, 80 (3): 430-435.
- von Humboldt, A. & Bonpland, A. 1807. *Essai sur la géographie des plantes*. Paris.
- Weiss, R.A. and McMichael, A.I. 2004. Social and environmental risk factors in the emergence of infectious diseases. In: *Nature Med.* 10: 70-76.
- Whigham, P., 2000. Induction of a marsupial density model using genetic programming and spatial relationships. *Ecol. Model.* 131, 299–317.
- Whittaker RJ, Araújo MB, Jepson P, Ladle RJ, Watson JEM, Willis KJ (2005). Conservation biogeography: assessment and prospect. *Divers Distrib* 11:3–23
- Wilcox, B. A. y Gubler, D. J. (2005). Disease ecology and the global emergence of zoonotic pathogens. *Environmental Health and Preventive Medicine* 10(5), 263-72.
- Wilkinson PJ. *et al.*, 1980. African swine fever in Malta, 1978. *Vet. Rec.*, 106, 5: 94-97.
- Wilson, E.O. 1988. The current state of biological diversity. En Wilson, E.O. (ed.), págs. 3-18. *Biodiversity*. National Academy Press, Washington D.C.
- Wilson, K.A., Westphal, M.I., Possingham, H.P. & Elith, J. 2005. Sensitivity of conservation planning to different approaches to using predicted species distribution data. *Biological Conservation* 122(1): 99-112.
- Wittmer, H., Berghöfer, A., & Sukhdev, P. (2010). TEEB-la economía de los ecosistemas y la biodiversidad: Porque no podemos arriesgarnos a considerar la naturaleza como algo garantizado. *Ambienta: la revista del Ministerio de Medio Ambiente*, (91), 10-18
- Wohlgemuth, T. 1998. Modelling floristic species richness on a regional scale: a case study in Switzerland. *Biodiversity and Conservation* 7: 159-177
- Woodward, F.I. 1987. *Climate and Plant Distribution*. University Press. Cambridge.
- Woźniakowski, G., Kozak, E., Kowalczyk, A., Łyjak, M., Pomorska-Mól, M., Niemczuk, K., & Pejsak, Z. (2016). Current status of African swine fever virus in a population of wild boar in

- eastern Poland (2014-2015). Archives of virology, 161(1), 189-195. doi:10.1007/s00705-015-2650-5
- Wright, D.H., Currie, D.J. & Maurer, B.A. 1993. Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. En Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (eds.), págs. 66-74. Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives. Chicago University Press, Chicago.
- Yakubu B. *et al.*, 2010. Investigation of African swine fever in slaughtered pigs, Plateau state, Nigeria, 2004-2006. Trop. An. Health Prod., 42, 8: 1605-1610.
- Yamada, K., Elith, J., McCarthy, M., & Zenger, A. (2003). Eliciting and integrating expert knowledge for wildlife habitat modelling. Ecological modelling, 165(2): 251-264.
- Zaniewski, A.E., Lehmann, A. & Overton, J.M. 2002. Predicting species spatial distributions using presence-only data: a case study of native New Zealand ferns. Ecological Modelling 157: 261-280.
- Zins C. 2007: Conceptual approaches for defining data, information, and knowledge. JAmSoc Inf SciTechnol; 58:479–93.